

cf 2000 69

**CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE L'HYBRIDATION
INTERSPÉCIFIQUE DANS LE GENRE *GOSSYPIUM* :
TRANSFERT DE MATÉRIEL GÉNÉTIQUE DE L'ESPÈCE
SAUVAGE DIPLOÏDE *GOSSYPIUM ANOMALUM*
A L'ESPÈCE CULTIVÉE TÉTRAPLOÏDE *G. HIRSUTUM***

par

Ch. POISSON

Nous publions ci-dessous une partie de la thèse de doctorat ès-sciences soutenue par M. Ch. POISSON devant l'Université de Paris, le 18 novembre 1970.

La seconde et dernière partie paraîtra dans le volume XXVI, fascicule 2, de « Coton et Fibres Tropicales ».

RÉSUMÉ

Dans un premier chapitre, l'auteur décrit le matériel végétal et les méthodes d'étude utilisées. Le second chapitre est consacré à l'étude du matériel hybride constituant le point de départ des manipulations ultérieures : hexaploïdes synthétique $(AD)_1B_1/(AD)_1B_1$, constitué de l'addition de deux génomes de *G. hirsutum* et de *G. anomalum*, tétraploïde synthétique $(AD)_1/A_1B_1$ associant à ces deux génomes celui de *G. herbaceum* (A_1). Les procédés utilisés pour ajouter à *G. hirsutum* des paires individuelles de chromosomes de *G. anomalum*, les conséquences de ces additions, les tentatives faites en vue d'obtenir une variation dans les lignées ainsi isolées et de les amener à un état compatible avec une utilisation agronomique normale font l'objet du troisième chapitre.

Dans un quatrième chapitre, l'auteur montre comment un chromosome de *G. anomalum* peut se substituer, dans la descendance du tétraploïde, à un chromosome de *G. hirsutum*.

Au cours du cinquième chapitre, il montre qu'on peut également obtenir des substitutions dans la descendance d'individus porteurs d'une addition. L'auteur établit, en conclusion, un bilan des observations effectuées au cours duquel il examine dans quelles limites le patrimoine héréditaire de *G. anomalum* peut s'intégrer dans celui de *G. hirsutum* et tente de déduire une méthode d'utilisation d'un tel croisement en vue de l'amélioration.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	451
CHAPITRE I	
MATERIEL, METHODES, TECHNIQUES.	454
1. Le matériel végétal.	454
a. <i>G. hirsutum</i>	454
b. <i>G. anomalum</i>	454
c. <i>G. herbaceum</i>	455
d. Souches marquées de <i>G. hirsutum</i>	455
2. Méthodes d'études	455
3. Techniques	457
CHAPITRE II	
ETUDE DES HYBRIDES INTERSPECIFIQUES <i>G. hirsutum</i> - <i>G. anomalum</i> et <i>G. herbaceum</i> - <i>G. anomalum</i> - <i>G. hirsutum</i>	458
1. Observations morphologiques	458
a. Hybride <i>G. hirsutum</i> - <i>G. anomalum</i>	458
b. Hybride <i>G. herbaceum</i> - <i>G. anomalum</i> - <i>G. hirsutum</i>	459
2. Observations cytologiques	459
a. Hybride <i>G. hirsutum</i> - <i>G. anomalum</i>	459
b. Hybride <i>G. herbaceum</i> - <i>G. anomalum</i> - <i>G. hirsutum</i>	461
3. Conclusions	462
CHAPITRE III	
OBSERVATION DES PHENOMENES D'ADDITION	463
1. Descendances de première génération du pentaploïde	463
2. Les populations d'addition monosomique	465
a. Influence, sur le phénotype de <i>G. hirsutum</i> , de l'addition de chromo- somes individuels de <i>G. anomalum</i>	465
b. Transmission d'un chromosome additionnel	467
c. Evénements cytologiques secondaires chez les populations d'addition.	471
3. Les additions disomiques	471
a. Caractères des additions disomiques; isolement de lignées	471
b. Examen, au cours de plusieurs générations successives, d'une race d'addition disomique	473
4. Conclusions	479
CHAPITRE IV	
RECHERCHE DE SUBSTITUTIONS DANS LA DESCENDANCE DU TETRA- PLOÏDE SYNTHETIQUE (AD) ₁ A ₁ B ₁	480
1. Descendance provenant du croisement du tétraploïde par <i>G. hirsutum</i> .	480
2. Conséquences des deuxième et troisième croisements par <i>G. hirsutum</i> .	482
a. Descendances du deuxième croisement par <i>G. hirsutum</i>	482
b. Descendances du troisième croisement par <i>G. hirsutum</i>	483
3. Produits de l'autofécondation de la descendance du second croisement par <i>G. hirsutum</i>	486
4. Conclusions	487

INTRODUCTION

Quatre espèces du genre *Gossypium* (famille des Malvacées) produisent des fibres utilisables. Deux d'entre elles, *G. hirsutum* et *G. barbadense*, très voisines génétiquement, sont actuellement cultivées en Afrique occidentale, *G. hirsutum* assurant la grande majorité de la production.

Le coton est concurrencé depuis quelques années par des fibres artificielles de plus en plus variées dont le prix de revient est en diminution constante. La sélection cotonnière doit donc poursuivre un double objectif : augmenter la rentabilité de la culture sur le plan quantitatif et rechercher des produits dont les qualités technologiques (longueur, finesse, ténacité, allongement, homogénéité) soient susceptibles de soutenir cette concurrence.

Le centre de dispersion de l'espèce *G. hirsutum* se situe dans la région centrale du continent américain où elle est représentée par plusieurs races dont l'une, la race *punctatum*, a été introduite en Afrique occidentale vers la fin du XVII^e siècle. L'apport le plus décisif pour l'agriculture africaine a été celui de la variété « Allen long staple », sélectionnée aux Etats-Unis en 1879 à partir de types Upland d'origine mexicaine. Cette variété introduite en Afrique à la fin du XIX^e siècle, après avoir subi des croisements avec la race *punctatum*, est à l'origine d'une grande partie des types actuellement cultivés sur ce continent (Roux J.-B.). L'un des plus représentatifs, l'Allen 333, sélectionné en Afrique, à capsules d'assez petite taille, est bien adapté aux conditions écologiques et culturelles de l'Ouest africain. La sélection poursuivie simultanément aux Etats-Unis à partir des mêmes types Upland a suivi des voies différentes ; elle a abouti à des variétés à rendement élevé, à grosses capsules de récolte facile, possédant de bonnes caractéristiques technologiques. Leur utilisation directe en Afrique ne peut pourtant pas être envisagée en raison de leur défaut d'adaptation aux conditions écologiques et culturelles ; mais elles ont largement servi de géniteurs en vue du transfert de leurs qualités technologiques aux variétés sélectionnées localement.

L'utilisation de géniteurs américains présente néanmoins des difficultés : le croisement de deux lignées à caractéristiques complémentaires est en effet tel qu'il est très long d'isoler l'association combinant le rendement de l'une et les qualités technologiques de l'autre. Une des raisons de cette difficulté est attribuée à l'existence de liaisons génétiques difficiles à

rompre (S.C.S. 1968). En outre, les performances à attendre de l'utilisation de tels géniteurs sont nécessairement limitées. La recherche de progrès plus marquants et de caractéristiques technologiques exceptionnelles a ainsi conduit à explorer des voies moins classiques.

Parmi elles vient en premier l'utilisation des races primitives existant encore dans le centre d'origine de l'espèce (HUTCHINSON, 1951-1955) ; mais les résultats obtenus à la suite de leurs croisements avec des lignées commerciales ont été limités.

L'hybridation entre les espèces cultivées *G. hirsutum* et *G. barbadense* constitue une seconde voie. Certaines lignées de *G. barbadense* possèdent d'excellentes qualités de fibres dont le transfert sur les lignées de *G. hirsutum* à forte productivité serait hautement souhaitable. De telles tentatives ont été réalisées depuis longtemps, la variété Sealand constituant le résultat le plus classique d'un tel croisement, mais l'objectif consistant à allier haute productivité et qualité de fibres n'a jamais été atteint ; on peut constater toutefois que certaines corrélations fâcheuses telles que celles entre ténacité et rendement à l'égrenage ou ténacité et allongement de la fibre qui dans les hybrides intraspécifiques de *Gossypium hirsutum* sont négatives, peuvent perdre une grande partie de leur intensité (S. C. S., 1968). En outre, KAMMACHER (1965) a montré que « si les associations qui restituent les phénotypes des parents tendent à être préservées, certaines associations qui représentent des recombinaisons peuvent également être significativement avantagées ».

L'étude des relations cytologiques entre les espèces constitutives du genre a montré que les *Gossypium* se répartissent en deux catégories : l'une est composée d'espèces tétraploïdes dont font partie les deux espèces cultivées déjà citées ; l'autre est composée d'espèces diploïdes dont certaines sont cultivées mais d'autres sont sauvages et considérées comme des reliques d'une évolution très ancienne. Exploiter les possibilités qu'offrent ces espèces en vue de l'amélioration de *G. hirsutum* constitue une troisième voie de recherche.

G. hirsutum est un allotétraploïde provenant de l'association de deux génomes, A et D. Or ces deux génomes sont également représentés par des espèces diploïdes ; des tentatives diverses ont été effectuées

tendant à créer des variétés par hybridation des génomes A et D et du génome (AD)₁ de *G. hirsutum* à la faveur des appariements entre chromosomes homologues. Plusieurs cas de transfert de caractères qualitatifs sont classiques : citons par exemple le caractère de glabrescence D₁ transféré de *G. arborescens* (génome D) à *G. hirsutum* (RHYNE, 1955) ou le caractère de pigmentation en brun de la fibre Dw transféré de *G. raimondii* (génome D) à *G. hirsutum* (RHYNE, 1957). Des tentatives d'amélioration de caractères quantitatifs ont également été effectuées : l'utilisation d'un tétraploïde synthétique associant les génomes A et D, une série de croisements par *G. hirsutum* et une sélection poursuivie pendant treize générations ont abouti à la création de la variété américaine « Atlas » il y a une dizaine d'années (ROUX). KAMMACHNER (1965), se basant sur le fait « qu'on peut obtenir à partir de croisements interspécifiques des génotypes stables qui ne sont pas nécessairement une restitution des génotypes parents », par sélection dans un matériel triple hybride, *G. hirsutum* (AD)₁ - *G. arborescens* A₂ - *G. raimondii* D₁, a obtenu une série de lignées de phenotype *hirsutum* porteuses de caractères remarquables dont il attribue l'origine partie à un transfert de matériel pur et simple, partie à l'interaction entre les caractères transférés et l'espèce réceptrice. La sélection dans ces lignées a conduit à l'obtention de la variété 444/2 actuellement cultivée en Côte d'Ivoire.

Ces travaux sont caractérisés par le fait qu'ils n'utilisent pas d'autres génomes que ceux de *G. hirsutum*. Mais il en existe trois autres, appelés B, C et E qui n'ont avec les génomes A et D que des relations plus ou moins lointaines (tabl. I) ; les espèces qui les représentent sont toutes sauvages. Le génome B, dont le représentant le plus important est *G. anomalum*, étant typiquement africain, nous avons tenté d'examiner dans quelle mesure son emploi peut être envisagé en vue de l'amélioration de *G. hirsutum*.

Ainsi qu'il en est de toutes les espèces sauvages, le polymorphisme de *G. anomalum* est très réduit ; par contre, son aire d'extension est vaste : elle occupe la zone sahélienne dans l'hémisphère Nord, les zones arides de l'Angola au Mozambique dans l'hémisphère Sud. Ses fibres très courtes ne sont pas utilisables mais il présente des caractères de résistance à diverses maladies ou prédateurs et la nature du climat de son aire d'extension suppose son adaptation à la sécheresse. Des relations d'appariement assez étroites ont été mises en évidence entre les espèces appartenant au génome A et *G. anomalum* mais ces relations sont beaucoup moins apparentes lorsque *G. hirsutum* est croisé par *G. anomalum*. Il en résulte que les tentatives d'exploration d'un tel croisement devront se borner à l'incorporation de paires de chromosomes ou de fragments suffisants pour provoquer une variation.

Autant que possible, il sera nécessaire de préciser les relations d'appariement existant entre *G. hirsutum* et *G. anomalum*. Un deuxième problème consiste à déterminer comment pratiquer cette incorporation par addition, par substitution de paires ou de fragments de chromosomes en vue de réaliser des génotypes utilisables par des méthodes de sélection clas-

siques. Enfin, on peut se demander jusqu'à quel point l'incorporation à *G. hirsutum* de matériel génétique en provenance d'une espèce aussi différente est compatible avec le rétablissement d'une fertilité convenable et de caractéristiques acceptables. C'est en vue d'apporter une réponse à ces questions que nous avons entrepris les recherches dont la description fait l'objet du présent mémoire.

Au cours de ce travail, nous avons tout d'abord cherché à obtenir des individus comportant un chromosome de *G. anomalum* en addition au génome de *G. hirsutum*, à l'état simple tout d'abord puis, autant que possible, à l'état double.

Constatant l'impossibilité d'utiliser directement ce matériel, nous avons alors cherché à isoler dans sa descendance des individus possédant le même nombre de chromosomes que *G. hirsutum*, mais conservant des caractères de *G. anomalum*. Simultanément, nous avons cherché s'il n'était pas possible de remplacer, par une voie plus directe, un chromosome de *G. hirsutum* par un chromosome de *G. anomalum*. L'examen des possibilités offertes par ces diverses substitutions nous a conduit à remarquer que leur utilisation nécessite une nouvelle étape, la substitution devant se borner à celle de fragments de chromosomes et non de chromosomes entiers. Nous avons alors tenté de préciser les conditions dans lesquelles peut se réaliser la recombinaison entre un fragment de chromosome de *G. hirsutum* et un fragment homéologue de *G. hirsutum*.

Le matériel végétal et les méthodes d'étude utilisées étant décrites dans un premier chapitre, l'exposé des recherches sera conduit de la façon suivante :

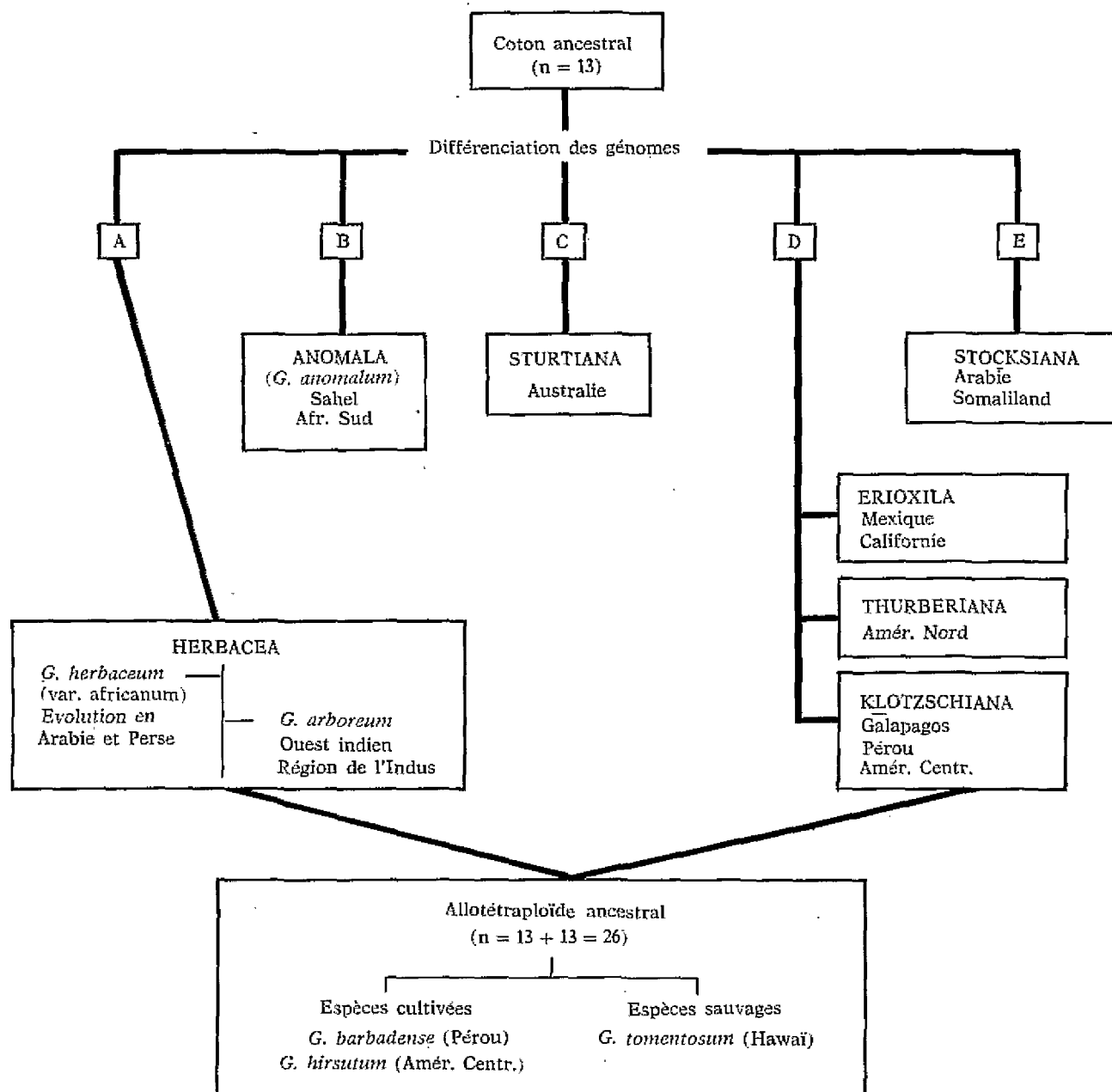
Le second chapitre sera consacré à l'étude du matériel hybride constituant le point de départ des manipulations ultérieures : hexaploïde synthétique (AD)₁B₁/(AD)₁B₁ constitué de l'addition des deux génomes de *G. hirsutum* et de *G. anomalum*, tétraploïde synthétique (AD)₁A₁B₁ associant à ces deux génomes celui de *G. herbaceum* (A₁).

Les procédés utilisés pour ajouter à *G. hirsutum* des paires individuelles de chromosomes de *G. anomalum*, les conséquences de ces additions, les tentatives faites en vue d'obtenir une variation dans les lignées ainsi isolées et de les amener à un état compatible avec une utilisation agronomique normale feront l'objet du troisième chapitre.

Dans un quatrième chapitre, nous montrerons comment un chromosome de *G. anomalum* peut se substituer, dans la descendance du tétraploïde, à un chromosome de *G. hirsutum*.

Au cours du cinquième chapitre, nous montrerons qu'on peut également obtenir des substitutions dans la descendance d'individus porteurs d'une addition.

Nous établirons, en conclusion, un bilan des observations effectuées au cours duquel nous examinerons dans quelles limites le patrimoine héréditaire de *G. anomalum* peut s'intégrer dans celui de *G. hirsutum* et tenterons de déduire une méthode d'utilisation d'un tel croisement en vue de l'amélioration.

Tableau 1. — Répartition des génomes du genre *Gossypium*

CHAPITRE I

MATÉRIEL - MÉTHODES - TECHNIQUES

1. — LE MATÉRIEL VÉGÉTAL

Il concerne trois espèces : *G. hirsutum* dont deux variétés (Allen et Acala) ont été utilisées, *G. herbaceum* sous la forme d'une variété originaire d'Iran (Boumi) et *G. anomalum*. L'étude particulière de la recombinaison a conduit également à utiliser plusieurs souches de *G. hirsutum* marquées par un ou plusieurs gènes particuliers.

a - *G. hirsutum*

G. hirsutum possède 52 chromosomes somatiques dont une moitié est homologue du génome A des espèces cultivées de *Gossypium* de l'Ancien Monde, l'autre moitié est homologue du génome D des espèces sauvages de *Gossypium* du Nouveau Monde. Son génome est désigné par le symbole (AD). L'espèce, dont le centre d'origine se situe en Amérique Centrale, se caractérise par une grande diversité morphologique et écologique. Toutes les variétés cultivées modernes de *Gossypium* appartiennent au groupe « Upland » dérivé d'une race géographique annuelle et précoce (*G. hirsutum* var. *latifolium*) dont le centre d'origine se trouve au Mexique (HURCHINSON, 1959).

G. hirsutum se présente comme un arbuste de 1 à 2 mètres de haut, annuel ou semi-pérenne, non photopériodique. Les feuilles, aussi larges que longues, sont palmatilobées, à trois à cinq lobes. Les bractées sont larges et divisées à leur extrémité en sept à douze indentations acuminées. La corolle est plus longue que les bractées et s'épanouit largement. La colonne staminale, courte, porte des anthères sur toute sa longueur. Celles-ci sont disposées en ordre dispersé, les filets supérieurs étant plus longs que les inférieurs et dirigés vers le haut. Le style est court. Les capsules sont arrondies ou ovoïdes, peu ou pas acuminées et possèdent de trois à cinq loges avec une majorité de quatre. La surface de la capsule est lisse et unie, pourvue de glandes en profondeur. Les graines, au nombre de cinq à sept par loge, sont une fois et demie plus longues que larges. Elles

sont recouvertes d'une bourre abondante composée de poils cellulotiques de 25 à 30 mm de long chez les variétés commerciales et, généralement, d'un duvet dense de 2 à 3 mm de long.

Nous avons utilisé la variété Acala 442 dans le croisement initial avec *G. anomalum* : c'est un Upland à grosse capsule dont plusieurs sélections à haut rendement sont cultivées sur une vaste échelle en Californie et en Arizona. La variété Allen 333 a été utilisée pour tous les autres croisements : c'est une sélection d'Upland à capsules de taille moyenne qui joue un rôle économique important dans les zones cotonnières d'Afrique francophone.

b - *G. anomalum*

G. anomalum est un cotonnier diploïde qui croît à l'état spontané dans les steppes africaines. Cette plante occupe deux habitats discontinus, l'un au nord de l'équateur, du Mali à la côte des Somalies, l'autre au sud de l'équateur, de l'Angola au Sud-Ouest africain. SAUNDERS (1959) a souligné la grande uniformité morphologique de *G. anomalum* : cette particularité est d'autant plus remarquable que l'étendue de l'aire de dispersion de l'espèce est très vaste. BEASLEY (1942) a montré que *G. anomalum* appartient au génome B de *Gossypium*.

C'est un buisson grêle de 1 à 2 mètres de haut avec un nombre réduit de branches. Tous les organes végétatifs sont densément pubescents. Les feuilles sont découpées en trois à cinq lobes largement ovés. Les bractées, linéaires et étroites, sont en général trifurquées à leur extrémité, rarement entières. La corolle en forme d'entonnoir ne s'épanouit largement qu'à l'extrémité des pétales. Ceux-ci, de couleur rosâtre, possèdent à leur base une grande tache rouge magenta. La colonne staminale porte sur toute sa longueur des anthères, souvent disposées en cinq rangs, à filets courts. Les capsules, petites, sont une fois et demie plus longues que larges.

parsemées de glandes noires proéminentes formant pustules et généralement trilobées. Chaque loge contient de quatre à six graines. Ces dernières, libres, longues et étroites, sont recouvertes d'une seule couche de soies brunes dont la longueur peut atteindre 10 millimètres.

Cette espèce est très résistante au virus responsable de la maladie du « leaf-curl », aux jassides, insectes piqueurs du limbe foliaire; elle est également presque totalement résistante à la bactériose. D'après les chercheurs indiens, la longueur de la fibre des arboreaux cultivés peut être améliorée par croisements avec *G. anomalum* (AFZAL, 1945).

c - *G. herbaceum*

G. herbaceum est un cotonnier diploïde dont le génome est désigné par le symbole A. La race « africanum », la plus primitive et la seule vraiment sauvage, recouvre la partie méridionale de l'aire d'extension de *G. anomalum*; les formes cultivées les plus primitives sont des plantes vivaces occasionnelles dans les champs et jardins d'Éthiopie qui appartiennent à la race *acerifolium*. Au cœur de l'Iran, un groupe caractéristique des formes annuelles constitue la race *persicum* qui s'étend également à l'ouest de l'Inde et a fourni les premiers cotons annuels de l'agriculture indienne (HUTCHINSON, 1962).

La plante est un arbuste de 1 à 2 mètres de haut à nombreuses branches végétatives fines. Les organes végétatifs sont habituellement pubescents. Les branches fructifères portent de nombreux nœuds. Les feuilles sont assez petites, à cinq lobes arrondis légèrement rétrécis à la base, à sinus largement ouverts. Les bractées sont petites, largement évasées, triangulaires, plus larges que longues et portent huit à dix indentations; elles tendent à s'écarter des fleurs et des capsules. Les fleurs sont campanulées, jaunes, de 4 à 5 centimètres de long; la base du pétale est tachée de magenta. La colonne staminale

porte des anthères à filaments courts sur toute sa longueur; le style est court, les stigmates unis au sommet. Les capsules, de forme sphérique, ont trois à quatre loges qui s'ouvrent largement à maturité. Les graines sont pourvues de poils cellulodiques répartis en deux couches dont la plus importante est utilisable en filature.

Au cours de ce travail, seule la variété « Boumi », d'origine iranienne, caractérisée par des fibres épaisses et résistantes a été utilisée.

d - Souches marquées de *G. hirsutum*

Il s'agit essentiellement de l'utilisation du chromosome A7 de *G. hirsutum* marqué aux loci R_2 , Lc_1 et Yg_2 .

R_2 , monofactoriel, appartient à une série d'allèles R: il est responsable de la coloration anthocyanique de la base du pétale. Lc_1 , monofactoriel, est responsable de la pigmentation en brun de la fibre. Yg_2 fait partie d'une paire de facteurs récessifs duplicate, le génome D de l'espèce portant également un facteur Yg_1 ; ces deux paires d'allèles, à l'état récessif, induisent une coloration jaune-vert de la feuille, tandis que la présence d'un seul allèle à l'état dominant permet une synthèse normale de la chlorophylle.

Une revue de toutes les données relatives à ce groupe de liaison a été réalisée récemment par KAMMACHER (1968) qui observe que les taux de recombinaison entre les différents loci sont respectivement, pour $R_2 - Yg_2$, 26,6 %; pour $Yg_2 - Lc_1$, 35,6 %; et pour $R_2 - Lc_1$, 44,1 %.

Deux souches mutantes ont été utilisées, toutes deux originaires des États-Unis, dans lesquelles le gène Yg_1 est sous forme récessive. Il s'agit de SM1, triple dominant, $R_2 Yg_2 Lc_1$ et de Texas 414, triple récessif, $r_2 yg_2 lc_1$. Nous verrons, au cours de ce travail, qu'il est possible de situer de façon plus précise ces gènes en particulier, par rapport au centromère.

2. — MÉTHODES D'ÉTUDES

Pour tenter de remanier l'espèce *G. hirsutum* par intervention de *G. anomalum*, on peut utiliser deux méthodes distinctes: la première fait intervenir le génome (AD)₁ de *G. hirsutum* et le génome B₂ de *G. anomalum*, la seconde fait appel à un troisième génome qui peut être soit A, soit D, homologues des sous génomes A et D de *G. hirsutum*.

La première méthode, qui consiste à croiser directement *G. hirsutum* et *G. anomalum*, conduit à l'élaboration du triploïde (AD)₁B₂ puis, par doublement à la colchicine, à l'hexaploïde correspondant. Un croisement de retour par *G. hirsutum* ramène au niveau pentaploïde; un second croisement de retour dissocie le génome de *G. anomalum* et permet la sélection d'individus porteurs d'additions monosomiques. Cette méthode ne fait donc intervenir que le génome B comme source de variation et aboutit à

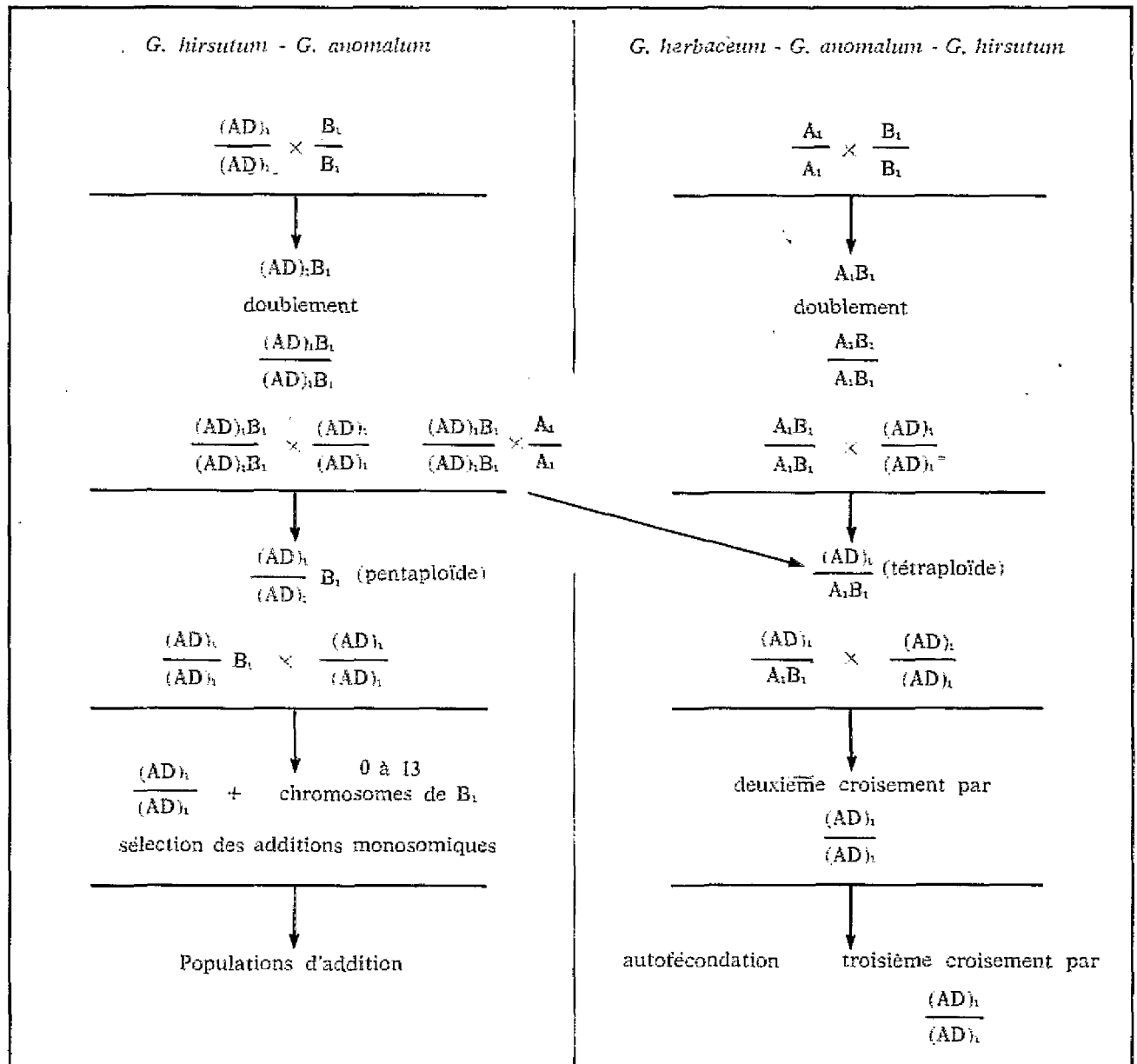
la constitution de populations d'addition.

La seconde méthode consiste à croiser *G. anomalum* par une espèce soit du génome A, soit du génome D. Le doublement de ce diploïde conduit aux tétraploïdes synthétiques AB₁/AB₁ ou B₁D/B₁D. Le croisement de ces tétraploïdes par *G. hirsutum* conduit enfin à la constitution (AD)₁/AB₁ ou (AD)₁/B₁D.

Notons qu'on peut obtenir le même résultat en croisant directement l'hexaploïde (AD)₁B₂/(AD)₁B₂ par une espèce du génome A ou du génome D. Utiliser un nouveau génome introduit sans doute une source de variation supplémentaire mais doit permettre la substitution directe de un ou plusieurs chromosomes du génome B₁ à un ou plusieurs chromosomes du génome (AD)₁.

Le tableau 2 schématise ces diverses possibilités.

Tableau 2. — Schéma des manipulations destinées
à assurer l'addition et la substitution
de chromosomes de *G. anomalum* dans une série
de croisements par *G. hirsutum*



Les deux méthodes ont été utilisées. La première nous a permis d'isoler des lignées d'addition et dans un deuxième temps, de sélectionner des individus ayant le nombre habituel de chromosomes mais porteurs de caractères propres au génome B. Parmi les deux possibilités offertes par la seconde méthode,

utilisation du génome A ou du génome D comme génome complémentaire, nous avons choisi la première, en vue d'obtenir la substitution directe d'éléments du génome B, à certains éléments du génome D de *G. hirsutum*; l'espèce utilisée était *G. herbaceum* (A).

3 — TECHNIQUES

Les expériences que nous venons de décrire ont donné naissance à des individus de formules caryologiques variées. Même en l'absence de mutants caractérisés, on sait que l'aneuploidie se traduit par des modifications du phénotype; nous avons donc été conduit à examiner en détails la morphologie d'un grand nombre d'individus et les observations ont porté aussi bien sur l'ensemble de la plante que sur chaque organe particulier, feuilles, capsules. Simultanément, nous avons effectué un certain nombre d'analyses cytologiques qui nous ont permis de rechercher dans quelle mesure il est possible de relier les divers types d'altération morphologiques à des structures caryologiques particulières.

Les observations caryologiques ont été faites sur les cellules mères de grains de pollen colorées au carmin acétique après fixation au Carnoy. La plupart des observations ont été faites sur la métaphase I. Cependant, l'examen de la métaphase II a également été pratiqué dans certains cas, en particulier lors de l'étude des modalités de l'élimination des chromosomes *anomalous* en addition au génome de l'espèce tétraploïde.

L'intervention de génomes étrangers; outre la diversité morphologique, provoque une stérilité variable selon les individus. Le choix des méthodes permettant d'estimer son importance peut prêter à discussion, mais le volume des manipulations à entreprendre impose des contraintes. Selon les circonstances, nous avons utilisé deux critères séparément ou simultanément: le comptage du nombre des graines avortées par capsule, exprimé en taux d'avortement et la pesée des récoltes par plant ou par lignée.

La fleur du cotonnier est hermaphrodite. La corolle est composée de cinq grands pétales. L'androcée a au moins dix rangs d'étamines bilobées, à filets soudés en un tube qui entoure le style terminé par un stigmate à lobes soudés. L'ovaire est composé de trois à cinq carpelles comprenant chacun 8 à 12 ovules. L'autogamie est largement prédominante mais non obligatoire. Le taux d'allogamie varie en fonction du climat et de la pullulation des abeilles; à peu près nul en Iran, il est de 5% environ en Côte d'Ivoire et atteint 20% dans les zones sahéliennes.

Les techniques d'autofécondation et d'hybridation sont tout à fait classiques: en vue d'assurer l'isolement vis-à-vis du pollen étranger, les pétales sont noués, la veille du jour de la floraison, à l'aide d'un fil d'aluminium qui entrave leur étalement et

isole ainsi les organes reproducteurs. L'hybridation est précédée, la veille du jour de la floraison, de la castration par enlèvement de la colonne staminale et du périanthe. Le style est protégé de tout apport de pollen par un léger tube qui le recouvre étroitement. La fécondation artificielle s'effectue par apport du pollen au pinceau.

En vue d'obtenir une descendance soit du tétraploïde synthétique et de ses dérivés, soit d'individus hyperploïdes, il a été souvent nécessaire de badigeonner les ovaires avec des substances de croissance (acide gibberellique en suspension dans la lanoline).

Le procédé de doublement du nombre chromosomique qui a été utilisé est celui de STÉPHENS (1942): il consiste en l'application d'une solution aqueuse de colchicine à 1%, par dépôts successifs de vingt gouttes, sur un tampon d'ouate placé entre les cotylédons des jeunes plantules.

L'observation de la maturité pollinique, effectuée dans certains cas particuliers, a été réalisée à l'aide de la coloration préconisée par BRONKERS (1961) (1% du bleu d'aniline et 3% de fuschine basique dans le lactophénol).

La grande majorité des observations ayant été effectuée au champ, les précautions suivantes ont été prises en vue d'éviter l'incidence de facteurs nuisant à la viabilité du matériel: après désinfection par traitement à l'acide sulfurique, les graines étaient semées individuellement en godets de terreau compressé; la germination s'effectuait en germeoir sous arrosage contrôlé. Après l'observation des caractères juvéniles, les jeunes plantules étaient mises en place au champ à l'âge d'une dizaine de jours.

L'amélioration des végétaux supérieurs présente l'inconvénient d'être très longue; toute pratique permettant d'en réduire soit le nombre, soit la durée des cycles de sélection en augmente donc l'intérêt. Les conditions favorables à la culture ne sont, la plupart du temps, réunies que pendant une fraction de l'année; c'est ainsi qu'en moyenne Côte d'Ivoire, la période culturale du coton s'étend du mois d'août au mois de janvier suivant. Moyennant certaines précautions et à condition de ne poursuivre que des objectifs limités, le déroulement d'une génération est cependant réalisable à contre-saison, du mois de février au mois de juillet. Dans toute la mesure du possible, avec l'appoint d'arrosages fréquents et de traitements insecticides répétés, nous avons donc cultivé deux générations par an.

CHAPITRE II

ÉTUDES DES HYBRIDES INTERSPÉCIFIQUES *G. hirsutum*-*G. anomalum* ET *G. herbaceum*-*G. anomalum*-*G. hirsutum*

Dans le cas de l'hybride *G. hirsutum* - *G. anomalum*, nous avons réalisé les opérations suivantes :

- Croisement *G. hirsutum* femelle par *G. anomalum*, d'où l'obtention du triploïde $(AD)_3B_1$.
- Doublement des chromosomes de l'hybride F_1 à la colchicine donnant des plantes $(AD)_6B_1/(AD)_6B_1$.
- Croisement des hexaploïdes précédents avec *G. hirsutum* $(AD)_6$ et obtention du pentaploïde $(AD)_5B_1/(AD)_6$.
- Le croisement *G. herbaceum* comme femelle par *G. anomalum* comme mâle qui a donné une F_1 diploïde A_1B_1 .
- Le doublement des chromosomes de l'hybride F_1 à la colchicine d'où l'obtention du tétraploïde A_1B_1/A_1B_1 .
- Le croisement du tétraploïde par *G. hirsutum* $(AD)_6$ donnant le tétraploïde $(AD)_4/A_1B_1$.

Dans le cas de l'hybride *G. herbaceum* - *G. anomalum* - *G. hirsutum*, nous avons effectué successivement :

Dans les deux cas, tous les descendants ont été observés du point de vue morphologique et l'examen cytologique de la méiose a été réalisé.

1. — OBSERVATIONS MORPHOLOGIQUES

a - Hybride *G. hirsutum* - *G. anomalum*.

L'hybride triploïde $(AD)_3B_1$ est une plante grêle d'une hauteur moyenne de 1,30 mètre, à floraison abondante, complètement stérile.

L'application de colchicine sur des plantules triploïdes a permis d'obtenir plusieurs hexaploïdes $(AD)_6B_1/(AD)_6B_1$. D'une taille de 1,50 mètre environ, ils ont un port ramassé, des entre-nœuds courts, des feuilles de grande taille, très épaisses, recroquevillées et rugueuses. Leur floraison est relativement abondante mais la stérilité mâle est quasi totale et la fertilité femelle très faible. Les plantes hexaploïdes n'ont fourni aucune descendance par autofécondation, mais trois d'entre elles ont donné 150 graines environ en fécondation libre.

L'apport de pollen de *G. hirsutum* sur l'hexaploïde a conduit à quelques individus pentaploïdes $(AD)_5B_1/(AD)_6$. Très vigoureux, ils atteignent une hauteur

approximative de 1,80 mètre. Leur fertilité femelle est pratiquement normale mais leur fertilité mâle est de l'ordre de 15 %. Les caractères morphologiques de ces pentaploïdes sont intermédiaires entre ceux des parents : la feuille a la même taille que celle de *G. hirsutum* mais ressemble à celle de *G. anomalum* ; la fleur est semblable à celle de *G. hirsutum* par la taille, la colonne staminale et la couleur du pétale, mais possède la maculature caractéristique de *G. anomalum* ; la capsule, presque aussi grande que celle de *G. hirsutum*, est lisse comme le parent tétraploïde mais sa forme rappelle celle de *G. anomalum* ; l'aspect et la disposition des glandes sur la capsule sont ceux de *G. hirsutum* ; les graines rappellent le parent tétraploïde par la taille, la forme et le double indument cellulosique mais leur fibre est courte (18 à 20 mm).

Les individus triploïdes, hexaploïdes et pentaploïdes diffèrent donc entre eux beaucoup plus par

leur vigueur et leur fécondité que par leur morphologie.

b - Hybride *G. herbaceum* - *G. anomalum* - *G. hirsutum*.

L'hybride diploïde A_1B_1 est une plante de grande taille (de l'ordre de 2 mètres) dont les caractères sont intermédiaires entre ceux des deux parents. La fertilité de cet hybride est très faible.

L'application de colchicine sur ces hybrides a conduit à quelques tétraploïdes de constitution A_1B_1/A_1B_1 . Ces individus ont un port plus ramassé que celui des diploïdes, des entrenœuds courts, des feuilles épaisses, des fleurs à pétales épais portant une très large maculature. Les hybrides tétraploïdes sont eux-mêmes très peu fertiles et les quelques

graines récoltées n'ont été obtenues que grâce à l'application de gibberelline sur les jeunes capsules.

On a ainsi obtenu une centaine de plantes de constitution $(AD)_1/A_1B_1$ en croisant ces tétraploïdes par *G. hirsutum*. Il s'agit de plantes très vigoureuses atteignant une hauteur de 2 mètres, aux feuilles largement découpées de même taille que celles de *G. hirsutum*. Les pétales sont très larges et leur maculature occupe la moitié de leur surface; les anthères n'arrivent pas à maturité et aucun pollen viable n'est produit. Ce tétraploïde synthétique est donc totalement auto-stérile. La stérilité s'étend aux gamètes femelles et, pour obtenir une cinquantaine de graines, il a été nécessaire de féconder 3 000 fleurs et d'appliquer de l'acide gibberellique sur les jeunes capsules. Ces graines ont donné une descendance très polymorphe.

2. — OBSERVATIONS CYTOLOGIQUES

Les chromosomes du genre *Gossypium* ont des centromères médians ou submédians. Chez *G. hirsutum*, en métaphase I, leur longueur est de l'ordre de 2 à 6 microns; ils se répartissent en deux lots de chacun 13 paires, correspondant à des tailles inégales: les chromosomes les plus petits sont ceux du génome D, tandis que les plus grands appartiennent au génome A. Les chromosomes de *G. anomalum* atteignent, en métaphase I, une taille supérieure à celle des chromosomes du génome A; il est toutefois assez difficile de les distinguer les uns des autres. Chez toutes les espèces de *Gossypium*, les chromosomes se mettent en paires en métaphase I en formant en moyenne un chiasma terminalisé par bras.

a - Hybride *G. hirsutum* - *G. anomalum*.

Chez le triploïde $(AD)_1B_1$ ($3n = 39$) où coexistent les deux génomes parentaux, on observe toujours des appariements; dans quelques cellules des trivalents et plus rarement des quadrivalents. Le nombre de bivalents, très variable selon les cellules, oscille entre 2 et 12, avec un maximum aux environs de 6; mais l'appariement ne s'effectue, le plus souvent, que par un bras (en moyenne, 1,09 chiasmas par bivalent). D'après leur taille, on observe que la grande majorité des bivalents est constituée de l'association de chromosomes des génomes A et B, les chromosomes du génome D étant la plupart du temps solitaires (fig. 1a). Sur 93 cellules-mères (*), on a observé en moyenne 25,05 univalents, 6,34 bivalents, 0,33 trivalents et 0,06 quadrivalents. Le détail de ces observations est consigné dans le tableau 3 A.

Chez le pentaploïde $(AD)_1B_1/(AD)_1$ ($5n = 65$), les chromosomes de *G. hirsutum* sont représentés deux fois alors que ceux de *G. anomalum* ne sont représentés qu'une fois (fig. 1b). Dans la majorité des cellules-mères observées, on a constaté la présence de 26 bivalents et 13 univalents; la majorité des bivalents s'appariait par les deux bras (1,97 chiasmas

par bivalent en moyenne). La différence de tailles entre génome A permis de constater que l'appariement est strictement homogénétique et concerne les génomes A et D, les univalents étant des chromosomes du génome B. Dans les autres cellules, on a observé la présence de trivalents constitués de l'association d'un chromosome de *G. anomalum* et d'une paire du génome A dont le nombre peut aller jusqu'à 5. Quatre cellules possédaient des associations multiples. Sur 47 cellules-mères (**), on a observé en moyenne 11,23 univalents, 25,47 bivalents, 0,81 trivalents, 0,04 quadrivalents, 0,02 pentavalents et 0,02 hexavalents; le détail de ces observations est consigné dans le tableau 3 B.

Chez l'hexaploïde $(AD)_1B_1/(AD)_1B_1$ ($6n = 78$), les chromosomes des deux espèces sont en double exemplaire (fig. 1a). On a observé un nombre important de bivalents variant de 31 à 39. L'appariement était homogénétique et s'effectuait, dans la plupart des cas, par les deux bras (1,95 chiasmas par bivalent). Dans plusieurs cellules, cependant, on a constaté la présence d'univalents appartenant aux divers génomes ainsi que des trivalents et des quadrivalents, ces figures complexes impliquant des chromosomes des trois génomes A, B et D. Sur 32 cellules-mères examinées, on a observé en moyenne 2,81 univalents, 37,03 bivalents, 0,13 trivalents et 0,22 quadrivalents; le détail de ces observations est consigné dans le tableau 3 C.

Les chromosomes de *G. hirsutum* et de *G. anomalum* ont donc peu tendance à s'apparier; au niveau pentaploïde et hexaploïde, l'appariement est presque

(*) Quatre autres cellules possédaient un nombre inférieur de chromosomes (31 et 32) sans qu'il ait été possible d'en déterminer la raison.

(**) Deux autres cellules mères possédaient 73 chromosomes.

totalelement homogénétique, ce qui entraîne une forte tendance à l'isolement des génomes parentaux. Cependant, 23 trivalents ayant été observés sur 47 cel-

lules-mères chez le pentaploïde, la formation de chromosomes composites doit découler de ces associations.

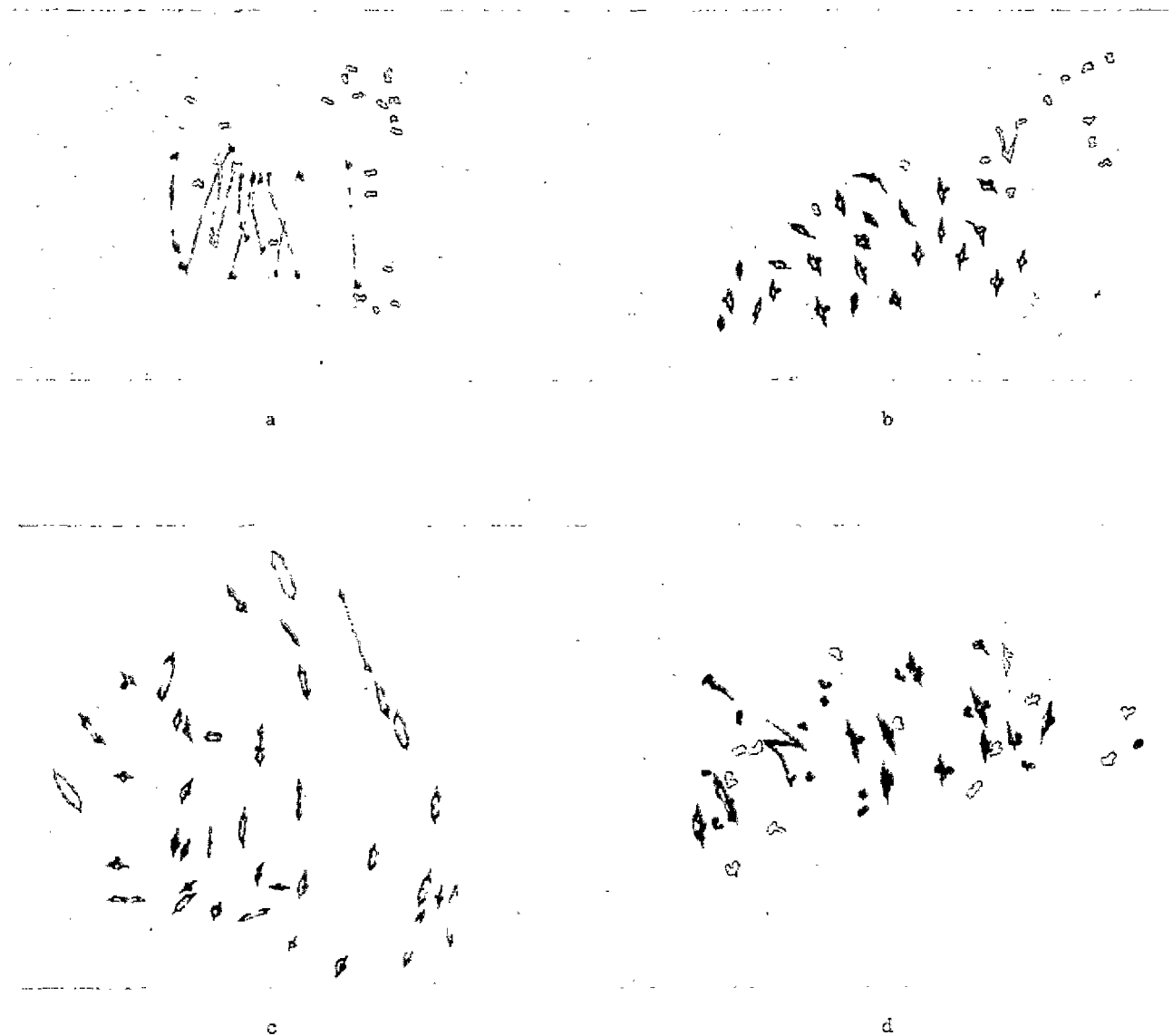


Figure 1. — Métaphases I de la méiose chez divers types d'hybrides.

- a - Allotriploïde *G. hirsutum* par *G. anomalum*. (29 I - 8 II - 1 III; bivalents en noir).
- b - Métaphase I chez le pentaploïde. (12 I - 25 II - 1 III; bivalents en noir).
- c - Métaphase I chez l'hexaploïde. Appariement régulier. 39 II.
- d - Métaphase I chez le tétraploïde synthétique *herbaceum-anomalum-hirsutum*. 25 I - 10 II - 1 III - 1 IV. (Les chromosomes de *G. anomalum* sont en blanc).

Tableau 3. — Associations observées à la méiose
N représente le nombre de cellules-mères observées ;
I est utilisé pour représenter les univalents, *II* les
 bivalents, *III* les trivalents, etc.

A. - Chez le triploïde $(AD)_3B_1$																							Moyenne
N	2	1	2	2	3	9	2	2	8	1	11	11	3	17	3	5	4	1	1	2	1	2	
I	35	33	31	31	30	29	29	28	27	27	26	25	24	23	22	21	20	19	19	18	16	15	25,05
II	2	3	4	2	3	5	3	4	6	3	5	7	6	8	7	9	8	10	8	9	8	12	6,34
III					1			1		2	1		1		1		1			1	1		0,33
IV				1			1													1		1	0,06

B. - Chez le pentaploïde $(AD)_5B_1/(AD)_5$															Moyenne
N	22	3	4	3	4	1	1	1	2	1	2	1	1	1	
I	13	12	11	11	10	10	10	9	8	8	8	7	7	6	11,23
II	26	25	24	27	26	24	23	25	27	25	24	26	19	25	25,47
III		1	2		1	1	3	2	1	1	3		5	3	0,81
IV					1					1					0,04
V												1			0,02
VI											1				0,02

C. - Chez l'hexaploïde $(AD)_6B_1/(AD)_6B_1$															Moyenne
N	1	1	1	1	1	1	5	1	7	1	1	11			
I	12	11	10	8	7	5	4	3	2						2,81
II	31	32	34	35	32	33	37	36	38	37	35	39			37,03
III		1			1	1		1		1					0,13
IV	1				2	1					2				0,22

b - Hybride *G. herbaceum* - *G. anomalum* - *G. hirsutum*.

Chez l'hybride diploïde A_1B_1 ($2n = 26$) provenant du croisement de *G. herbaceum* par *G. anomalum*, les chromosomes s'apparient assez régulièrement mais souvent par un bras seulement (1,47 chiasmata par bivalent). Aucune configuration d'ordre supérieur aux bivalents n'a été remarquée sur 312 cellules-mères examinées. En moyenne, ces deux espèces ont formé 2,86 univalents et 11,57 bivalents (de 8 à 13).

Chez le tétraploïde A_1B_1/A_1B_1 ($4n = 52$), des bivalents apparaissent en grand nombre. Malgré la fréquence élevée des appariements chez le diploïde correspondant, le nombre de multivalents est faible, traduisant une forte tendance à l'appariement homogénétique et à l'isolement des génomes. Les fréquences moyennes des différentes figures sont les suivantes : 0,80 univalents, 22,75 bivalents et 1,90 trivalents.

Le croisement de ce tétraploïde par *G. hirsutum* conduit à un tétraploïde synthétique $(AD)_4/A_1B_1$. A la méiose, de nombreux bivalents se forment mais leur nombre est très variable selon les cellules. Ces bivalents se disposent sur la plaque équatoriale près de laquelle se distribuent au hasard de nombreux univalents (fig. 1d). La majorité des appariements s'effectue entre chromosomes issus l'un du génome A de *G. hirsutum* et l'autre de *G. herbaceum*. Des appariements hétérogénétiques se produisent parfois entre chromosomes B et D ; on peut en trouver jusqu'à 6 mais, le plus souvent, les chromosomes B et D sont solitaires. La présence de multivalents est la conséquence de translocations réciproques connues pour s'être fixées dans le génome A de *Gossypium* (MENZEL et BROWN, 1954) mais résulte également d'associations complexes où interviennent aussi les génomes B et D. Sur 30 cellules-mères clairement lisibles, nous avons observé en moyenne 18,43 univalents (de 9 à 29) ; 12,00 bivalents (de 8 à 20) ; 1,80 trivalents (de 0 à 3) ; 0,53 quadrivalents (de 0 à 2) ; 0,20 pentava-

lents (de 0 à 2); 0,14 hexavalents (de 0 à 2); 0,03 heptavalents.

L'affinité qui se manifeste entre les chromosomes des génomes A_1 et B_1 au niveau diploïde ne persiste donc que très peu au niveau tétraploïde. L'appariement préférentiel se retrouve chez le tétraploïde syn-

thétique entre les chromosomes des génomes A. Dans cette structure, par contre, le défaut d'appariement entre les génomes B_1 et D était prévisible. D'après PHILLIPS (1966), un croisement entre les espèces des génomes B et D ne donne lieu qu'à très peu d'appariements (de 0,20 à 5,70 bivalents selon les espèces utilisées).

3. — CONCLUSIONS

A la suite des expériences réalisées, nous disposons donc de deux séries de souches hybrides, les unes sont tétraploïdes $(AD)_1/A_1B_1$, elles sont instables, totalement mâle stériles et à fertilité femelle très réduite ne permettant d'assurer qu'une descendance très restreinte. Les autres sont pentaploïdes $(AD)_1B_1/(AD)_1$; elles sont également instables, de fertilité mâle réduite mais de fertilité femelle suffisante pour qu'une descendance assez nombreuse puisse être assurée.

Nous avons maintenant à rechercher par quelle méthode il est possible d'obtenir, à partir de ce matériel, des structures stables, fertiles, et ayant cependant conservé des caractères de *G. anomalum*.

La descendance du tétraploïde ne peut être assurée que par croisement par *G. hirsutum*; cette opération élimine évidemment une partie du matériel génétique de *G. anomalum*. C'est l'importance de la partie qui subsistera et le degré de fertilité obtenu qui nous permettront de déterminer les expériences à réaliser ultérieurement.

La descendance du pentaploïde peut être obtenue par autofécondation et par croisement par *G. hirsutum*. Les chromosomes de *G. anomalum* étant la plu-

part du temps solitaires, on doit s'attendre à leur élimination partielle. La stabilité des individus porteurs de chromosomes additionnels ne pourra être acquise au mieux et en principe que lorsque ces chromosomes seront à l'état double. Il s'agit donc de déterminer si une telle structure est possible et à partir de quel niveau elle est compatible avec le rétablissement d'une fertilité normale.

Par ailleurs, la présence de trivalents dans la méiose du pentaploïde entraîne certainement la formation de chromosomes recombinés. On peut donc espérer qu'une fraction de la variation obtenue dans la descendance sera due à la présence d'individus qui, bien qu'ayant un nombre normal de chromosomes, seront cependant porteurs d'une fraction du matériel génétique de l'espèce donneuse. L'isolement de tels individus pose des problèmes particuliers et nécessitera, comme nous le verrons, de très nombreux examens cytologiques.

En fait, tous les croisements que nous venons d'envisager vont nous conduire à l'adjonction d'un petit nombre de chromosomes au génome de *G. hirsutum*. C'est l'étude de ces adjonctions qui fera l'objet du chapitre suivant.

CHAPITRE III

OBSERVATION DES PHÉNOMÈNES D'ADDITION

Les diverses possibilités exposées à la fin du chapitre précédent ont toutes fait l'objet d'expériences variées mais c'est essentiellement à partir du croisement du pentaploïde $(AD)_1B_1/(AD)_1$ par *G. hirsutum* que les lignées d'addition ont été obtenues.

Nous n'avons pas obtenu d'additions stables par autofécondation. Le croisement du pentaploïde par *G. hirsutum* a permis d'obtenir près de 400 descendants très différents les uns des autres et dont beaucoup sont stériles. Quelques-uns sont fertiles en fécondation libre et d'autres, encore plus rares, sont autofertiles. Ce sont ces individus autofertiles qui ont été utilisés pour la suite des expériences. L'observation cytologique a montré soit qu'ils possédaient une garniture chromosomique normale, soit qu'ils portaient en plus un, deux ou trois chromosomes de *G. anomalum* en surnombre.

On peut s'attendre à ce que ces additions provoquent par rapport au phénotype de *G. hirsutum* des modifications caractéristiques. C'est par la nature de ces modifications sans doute variées même a priori qu'il doit être possible d'identifier les chromosomes additionnels. Toutefois, les additions de chromosomes multiples peuvent être très diverses, ce qui doit compliquer considérablement l'observation: on a

donc intérêt à centrer toute son attention sur les additions simples. Il était difficile, dans cette population très polymorphe, de décrire chaque individu un à un. Nous avons donc recherché par l'analyse systématique les individus ne possédant qu'un seul chromosome additionnel; nous les avons autofécondés et nous avons examiné leur descendance au cours de plusieurs générations successives. Cette opération nous a permis d'identifier, par leurs effets spécifiques, un certain nombre de chromosomes de *G. anomalum*; elle nous a également permis d'isoler des souches portant une paire de chromosomes additionnels (addition disomique) dont nous avons noté les caractères et le comportement.

Nous envisagerons tout d'abord la composition et la fertilité des descendances de première génération du pentaploïde. Nous étudierons ensuite les effets de l'addition d'un chromosome additionnel, les modalités de sa transmission d'une génération à la suivante, d'où nous déduirons la probabilité d'obtenir des additions disomiques en régime d'autofécondation. Enfin, nous montrerons quelles sont les conséquences de l'addition disomique et examinerons dans quelle mesure ces races d'addition sont susceptibles de se transformer.

1. — DESCENDANCES DE PREMIÈRE GÉNÉRATION DU PENTAPLOÏDE

L'autofécondation du pentaploïde n'a permis de mettre en culture que 46 individus seulement. Par contre, le croisement par *G. hirsutum* a donné une population de 400 plantes. Les deux descendances ont été rassemblées dans deux parcelles adjacentes. Certains individus ont eu une croissance tellement anormale qu'ils ne sont pas parvenus à fleurir; 85 individus ont été dans ce cas dans la descendance

provenant du croisement. Ceux qui ont fleuri ont été partiellement autofécondés, la fécondation des autres fleurs était laissée au hasard. Les plantes stériles, en grande proportion, ont été abandonnées pour la suite des expériences. Par contre, la fraction qui paraissait la plus fertile au moment où les boutons floraux pouvaient être prélevés a été analysée cytologiquement. En fin de végétation, nous avons compté

Tableau 4. — Fréquences des classes caryologiques observées dans les descendance du pentaploïde, soit par autofécondation, soit par croisement avec *G. hirsutum*

Classes caryologiques	Nombre de chromosomes	Fréquences observées		Fréquences théoriques (croisement)		
		Auto-fécondation	croisement	hypoth. $(1/2 + 1/2)^{10}$	hypoth. $(1/3 + 2/3)^{10}$	hypoth. $(1/4 + 3/4)^{10}$
26 II	52	2	6	—	0,43	2,06
26 II 1 I	53	1	9	0,17	2,84	8,36
26 II 2 I	54	1	—	0,86	8,60	17,72
26 II 3 I	55	2	14	3,01	15,82	21,67
26 II 4 I	56	4	17	7,48	19,78	18,06
26 II 5 I	57	1	9	13,50	17,50	10,84
26 II 6 I	58	2	8	17,98	11,87	4,82
26 II 7 I	59	2	5	17,98	5,93	1,55
26 II 8 I	60	1	6	13,50	2,24	0,34
26 II 9 I	61	1	2	7,48	0,60	0,03
26 II 10 I	62	—	—	3,01	0,09	—
26 II 11 I	63	—	—	0,86	—	—
26 II 12 I	64	—	—	0,17	—	—
26 II 13 I	65	—	1	—	—	—
35 II	70	1	—	—	—	—

les capsules restant sur les plants correspondants et nous avons confronté ces comptages avec les observations cytologiques.

D'après l'observation de la méiose du pentaploïde, les chromosomes de *G. anomalum* se ségrègent au hasard; il devrait en résulter des gamètes dont les nombres chromosomiques varient entre 26 et 39. Dans la descendance provenant d'autofécondation, on pouvait ainsi s'attendre à trouver des individus ayant entre 52 et 78 chromosomes, tandis que, dans la descendance provenant du croisement du pentaploïde par *G. hirsutum*, ce nombre aurait dû varier entre 32 et 65. 18 plantes provenant d'autofécondation ont été analysées; aucune d'elles ne correspondait à l'addition d'une paire, ce qui laisse soupçonner que ce type d'addition est difficilement réalisable. Par contre, ainsi qu'on peut s'en rendre compte par l'examen du tableau 4 qui donne la fréquence des divers caryotypes reconnus, *G. hirsutum* supporte dans une large mesure l'addition de monosomes.

Dans la descendance issue du croisement par *G. hirsutum*, comme tous les éléments mâles portent 26 chromosomes, l'analyse permet de connaître la formule caryologique des ovules: tous les quatorze caryotypes possibles sont effectivement réalisés. On peut se demander s'ils ont tous la même probabilité de se réaliser. S'il en était ainsi, la distribution des divers types répondrait à la distribution du binôme $(1/2 + 1/2)^{10}$. Si on regarde les fréquences réellement obtenues (tableau 4) on se rend compte que la distribution des classes caryologiques est dissymétrique. Les distributions données par le développement des binômes $(1/4 + 3/4)^{10}$ ou $(1/3 + 2/3)^{10}$ s'accordent mieux avec les observations.

L'écart par rapport à la distribution $(1/2 + 1/2)^{10}$ peut dépendre de deux facteurs dont l'un est l'exclusion d'une partie des chromosomes additionnels

à la méiose du pentaploïde. A l'anaphase I, en effet, les mouvements des chromosomes de *G. anomalum* n'étant pas coordonnées avec ceux de *G. hirsutum*, il est possible que certains d'entre eux puissent ne pas être inclus dans les noyaux fils. Le second facteur est la sélection pratiquée qui peut favoriser l'isolement d'individus portant un faible nombre de chromosomes additionnels. L'accord entre les distributions théoriques et la distribution observée est en effet assez imparfait car la fréquence des individus à faible nombre de chromosomes additionnels est supérieure à la fréquence calculée dans l'hypothèse où ce nombre n'influerait ni sur la viabilité ni sur la fertilité. Ce second facteur semble cependant jouer assez peu. On peut en effet estimer directement le taux de transmission par les gamètes femelles d'un chromosome particulier. La maculature du pétale de *G. anomalum* étant déterminée par un seul gène (SILOW, 1941), elle constitue un marqueur révélant la présence du chromosome correspondant. Dans la descendance du croisement du pentaploïde, 75 individus sur 315 parvenus à la floraison possédaient ce caractère. Le taux de transmission du chromosome correspondant était donc de 24% qui correspond d'assez près au taux calculé dans la population sélectionnée.

Parmi les individus fertiles choisis, le degré de fertilité femelle a été estimé d'après le nombre de capsules comptées en fin de végétation. Ce nombre, de 28 en moyenne chez les individus à 52 chromosomes et de 17 chez les plantes à 53 chromosomes, croît jusqu'à 37 chez les plantes à 57 chromosomes puis décroît assez régulièrement. Mais on remarque également que, pour une classe caryologique donnée, la variabilité est élevée; elle croît assez régulièrement avec le nombre de chromosomes additionnels, atteignant un maximum lorsque ce nombre est de 5, puis décroît ensuite. Le tableau 5 donne le détail de ces observations.

Tableau 5. — *Fertilité et nombre de chromosomes surnuméraires dans les descendance des croisements pentaploïde × G. hirsutum*

Classe caryologique d'après l'appariement en métaphase I	Nombre de chromosomes	Nombre d'individus observés	Nombre de capsules par pied		
			Limites inf. et sup.	Fréquences	Coefficient de variation
26 II	52	6	22 à 34	28,2 ± 5,4	19 %
26 II 1 I	53	9	0 à 46	17,0 ± 14,1	82 %
26 II 2 I	54	9	0 à 43	19,7 ± 11,8	60 %
26 II 3 I	55	14	0 à 70	23,9 ± 18,1	76 %
26 II 4 I	56	17	0 à 112	29,6 ± 23,5	79 %
26 II 5 I	57	9	0 à 134	37,0 ± 38,7	104 %
26 II 6 I	58	8	0 à 34	13,0 ± 11,0	83 %
26 II 7 I	59	5	0 à 21	12,5 ± 8,3	66 %
26 II 8 I	60	6	0 à 74	17,0 ± 41,7	
26 II 9 I	61	2	11 et 13		

Cette variabilité reflète la multiplicité des phénotypes correspondant à une même classe caryologique. L'adjonction de 4 chromosomes, par exemple, peut se réaliser selon 715 combinaisons différentes. La diversité phénotypique et les différents degrés de fertilité observés dans cette descendance sont attribuables non seulement à la variation du nombre de chromosomes mais également à leur nature et à la

multiplicité des combinaisons dans lesquelles ils peuvent s'associer.

La fertilité mâle est plus étroitement liée au nombre de chromosomes. Seuls des individus ne possédant qu'un nombre réduit de chromosomes additionnels ont donné une descendance par autofécondation. Ce sont ces individus qui ont été utilisés pour la suite des expériences.

2. — LES POPULATIONS D'ADDITION MONOSOMIQUE

Nous avons effectué une prospective systématique, dans la génération F_2 du croisement du pentaploïde par *G. hirsutum*, en vue d'identifier les individus dont le caryotype ne diffère de celui de *G. hirsutum* que par l'existence d'un seul chromosome additionnel. Ces individus ont été autofécondés et nous avons cultivé leur descendance dans laquelle nous avons choisi à nouveau des plantes portant un chromosome additionnel. Plusieurs générations se sont succédé de cette façon au cours desquelles nous avons observé les caractères liés à l'addition d'un chromosome. Au cours de ces générations, un certain nombre d'individus dont les modifications phénotypiques étaient particulièrement accentuées par rapport à celles correspondant aux additions monosomiques sont apparus. L'analyse cytologique a montré qu'il s'agit d'addition disomique; c'est-à-dire de plantes portant un chromosome additionnel en double exemplaire. L'apparition de tels individus était attendue. On pouvait même, dans une certaine mesure, prévoir leur fréquence, du moins dans le cas simple d'une viabilité normale. Nous avons recherché si les fréquences observées correspondaient effectivement à ces fréquences théoriques. L'examen cytologique des individus porteurs d'une addition monosomique nous a permis de déceler des recombinaisons intéressant le chromosome surnuméraire ainsi que des accidents

méiotiques. Ce sont ces recombinaisons et ces accidents qui sont à l'origine des substitutions; nous en avons déterminé les fréquences.

a - Influence, sur le phénotype de *G. hirsutum*, de l'addition de chromosomes individuels de *G. anomalum*.

L'étude morphologique des familles F_2 obtenues à partir des plants F_2 à 53 chromosomes somatiques a permis de mettre en évidence huit familles d'addition distinctes. Nous avons attribué arbitrairement un numéro d'ordre aux différents chromosomes *anomalum* étudiés qui seront définis par les caractères associés à leur présence dans le génome de l'espèce réceptrice. Nous décrirons ci-dessous les phénotypes correspondants dont certains seront illustrés par la figure 2.

Chromosome I. — La présence de ce chromosome provoque une pigmentation caractéristique de la base du pétale ainsi que la pigmentation en brun clair de la fibre; les tiges portent une légère coloration anthocyanique, les feuilles sont d'un vert plus accentué que celles de *G. hirsutum*; par rapport à celle de *G. hirsutum*, la mise à fleur est retardée de plusieurs jours.

Les individus porteurs du chromosome I à l'état disomique ne diffèrent pas du type hémizygote en ce qui concerne la tâche du pétale ; mais la coloration de la fibre et la coloration des tiges sont accentuées ; ils ont un port dressé caractéristique, des feuilles de taille réduite plus profondément lobées que celle de *G. hirsutum* ; les bractées sont étroites, les capsules rares et de taille réduite ; les fleurs sont plus petites que celles de *G. hirsutum* ; les anthères sont à peu près totalement immatures et la fertilité de ces individus est presque nulle (figure 2 b).

Chromosome II. — La présence de ce chromosome provoque la réduction du rapport longueur/largeur des capsules, les capsules prennent une forme globuleuse typique ; la proportion des capsules à trois ou quatre loges s'accroît par rapport à celle des capsules à quatre ou cinq loges. On peut noter, en outre, un raccourcissement assez net des branches fructifères ainsi qu'une tendance à la verse.

L'état disomique correspond à une modification plus marquée encore de la forme de la capsule dont la taille se réduit considérablement. La forme des feuilles est légèrement modifiée ; en particulier, les lobes sont plus étroits que chez *G. hirsutum*. La fertilité des individus porteurs d'une addition disomique est à peu près nulle.

Chromosome III. — La présence de ce chromosome à l'état monosomique provoque un épaississement caractéristique du limbe foliaire ; le parenchyme lacuneux est plus dense que chez *G. hirsutum* ; l'angle sympodial des branches fructifères est très ouvert ; les capsules sont grosses et globuleuses, de couleur vert sombre ; les feuilles ont tendance à rougir rapidement.

L'ensemble de ces caractères est accentué chez les individus porteurs d'une addition disomique : les feuilles sont petites et cassantes à lobes arrondis. Les capsules sont de taille réduite ; leur surface est parsemée de glandes profondément enfoncées. On note également une réduction importante de la taille de la fleur et la non-délicescence quasi totale des anthères. Ces individus sont pratiquement stériles (figure 2 c).

Le comportement de tels individus vis-à-vis de la sécheresse a été examiné de façon approfondie par DA SILVA (1969) qui a mis en évidence l'existence d'un mécanisme de résistance propre à *G. anomalum* dû à la non libération d'enzymes hydrolytiques.

Chromosome IV. — La présence du chromosome IV à l'état monosomique provoque une série de modifications morphologiques dont les plus évidents ont trait au port de la plante. Il y a peu de branches végétatives ; les branches fructifères sont dressées et, par suite de fasciations, le pédoncule des fleurs s'insère non pas à l'aisselle d'une feuille mais sur un entre-nœud. Le calice présente des indentations caractéristiques rappelant celles de *G. anomalum* ; le style surplombe assez largement la colonne staminale.

Les feuilles portent une pilosité abondante qui leur confère une sensibilité particulière à une chenille défoliatrice (*Laphygma exigua*). La capsule, de même volume que celle de *G. hirsutum*, a une forme beaucoup plus allongée.

Là encore, l'état disomique accentue ces caractères (fig. 2 d). Le raccourcissement des branches fructifères et l'abondance de la floraison entraînent la formation de grappes de fleurs ; les capsules sont très allongées et étroites. Après quatre ou cinq générations d'autofécondation avec application de gibbrelline sur les ovaires, il a été possible d'obtenir une descendance d'individus porteurs d'addition disomique.

Chromosome V. — L'addition monosomique provoque une modification de la forme des feuilles qui prennent une forme générale plus arrondie, les lobes étant plus courts. Les bractées sont plus étroites que chez *G. hirsutum*, très longues, à nombre réduit d'indentations. Les capsules sont petites, oblongues, mucronées. La présence du chromosome V est également associée à une coloration brune de la fibre ; les fleurs sont de taille normale mais le style surplombe nettement la colonne staminale. Enfin, une pilosité abondante répartie sur tout l'ensemble du plant favorise, comme dans le cas de l'addition du chromosome IV, la pullulation de chenilles défoliatrices.

L'ensemble de ces caractères est accentué par l'addition disomique ; la floraison est cependant normale ; les anthères arrivent à maturité et, après quelques générations d'autofécondation, il a été possible d'obtenir une descendance à peu près stable.

Chromosome VI. — La présence de ce chromosome provoque la raréfaction des glandes à gossypol sur les capsules qui ne subsistent plus qu'au voisinage des sutures ; la floraison est caractérisée par le fait que le perianthe se détache difficilement après la fécondation, demeurant ainsi plusieurs semaines accroché à la jeune capsule.

Les modifications apportées par l'état disomique sont notablement accentuées : les capsules s'allongent démesurément, les glandes à gossypol disparaissent totalement de leur surface ; la taille du plant est réduite ; les branches fructifères, horizontales, sont disposées très régulièrement ; la taille des feuilles se réduit ainsi que le rapport de leur longueur sur leur largeur ; elles sont moins profondément découpées que celles de *G. hirsutum* ; la taille des pétales est également réduite. Après plusieurs générations d'autofécondation, il a été possible de constater, chez certains individus porteurs d'une addition disomique, que le pollen parvenait à maturité rendant possible la perpétuation d'une race d'addition ; néanmoins, on note toujours un défaut partiel de maturité des graines dû à une évaporation intense à la surface des capsules ; la protection des capsules à l'aide d'un sac de cellophane atténue considérablement ce défaut.



a - Variété Allen



b - Addition disomique du Chromosome I



c - Addition disomique du Chromosome III



d - Addition disomique du chromosome IV

Chromosome VII. — Ce chromosome, qui ne produit aucun effet décelable sur le phénotype des plants qui le portent, a été obtenu à l'état monosomique et disomique, comme l'analyse cytologique a permis de le vérifier, dans une famille issue d'une plante à 53 chromosomes. La plante-mère, ainsi que ses descendances, présentent les caractéristiques typiques de *G. hirsutum*. On l'a retrouvé également à l'état disomique, par hasard, puisque, contrairement à ce qui se passe dans tous les autres cas, la structure disomique n'entraîne ici aucun effet décelable. La difficulté d'identification de tels individus a fait que l'étude des additions correspondant à ce chromosome n'a pas été poursuivie.

Chromosome VIII. — L'addition de ce chromosome a pour effet de conférer un port buissonnant caractéristique. Les feuilles sont plus petites que celles de *G. hirsutum* à sinus profondément découpés. Les capsules sont petites, globuleuses, à trois ou quatre loges ; les bractées sont plus petites et plus étroites que celles de *G. hirsutum*. Enfin, la présence de ce chromosome confère une grande sensibilité à un champignon parasite du système foliaire, *Ramularia areola*.

L'ensemble de ces caractères est fortement accentué chez les individus porteurs d'une addition disomique ; ceux-ci sont totalement stériles, leurs fleurs tombant dès le lendemain du jour de l'ouverture.

Les descriptions qui précèdent montrent qu'à l'exception du chromosome VII, chaque addition, qu'elle soit monosomique ou disomique, provoque des modifications particulières qui, avec un peu d'habitude, permettent de déterminer la structure caryologique par la simple observation des plantes. Ceci nous a permis de repérer un certain nombre de plantes ayant la même structure, donc à nous attacher à un certain nombre de caractères présentant un intérêt du point de vue économique. Ces observations sont importantes puisqu'elles peuvent permettre de choisir le type d'addition dont on pourrait tirer parti ultérieurement. Les résultats obtenus à ce sujet sont mentionnés dans le tableau 6 pour les additions monosomiques.

On remarque dans ce tableau que les caractéristiques du type normal euploïde sont assez variables. Ceci résultait du fait que les observations ont été faites sans répétition dans chacune des populations étudiées. Ce test était intéressant à faire mais le fait qu'aucune amélioration n'est décelable montre simplement que l'utilisation des croisements réalisés ne pouvait se faire sous une forme aussi élémentaire.

b - Transmission d'un chromosome additionnel.

Ainsi que nous l'avons dit au paragraphe précédent, après avoir autofécondé des individus porteurs d'un chromosome additionnel, nous avons cultivé leurs descendances et, dans chacune d'elles, nous avons à nouveau autofécondé des individus dont le phénotype caractéristique donnait à penser qu'ils portaient un chromosome additionnel. Nous avons étudié ainsi cinq générations successives au cours desquelles nous avons examiné, pour chaque chromosome, plusieurs descendances. Dans chacune d'elles nous avons noté les divers types d'individus produits et leurs fréquences.

Dans la grande majorité des cas, les diverses descendances correspondant au même chromosome fournissent des chiffres très comparables, comme le montre le tableau 7 relatif à diverses générations correspondant à chacun des chromosomes. Mais ces chiffres sont nettement différents d'un chromosome à l'autre, comme on peut le voir à la lecture du tableau 8. On notera, par exemple, que les pourcentages des types modifiés (avec 1 ou 1 paire de chromosome supplémentaire) varient de 36,4 (ch. III) à 52,2 (ch. VIII).

Notons cependant que les résultats correspondant à chacun des chromosomes n'incluent pas quelques exceptions ayant fourni des fréquences assez divergentes. Nous verrons plus tard qu'elles correspondent à des recombinaisons et c'est précisément ces lignées qui servent de point de départ à l'étude de ce phénomène.

Abstraction faite de ces anomalies, les différences de fréquences de monosomiques et de disomiques selon les chromosomes ont fait l'objet d'autres observations.

Tableau 6. — Influence de l'addition monosomique de divers chromosomes de *G. anomalum*

Chromosome	Rendement du type d'addition par rapport à celui du type euploïde	Longueur de fibre (mm)		Rendement en fibres (%)	
		type euploïde	type d'addition	type euploïde	type d'addition
I	51,9 %	30,8	30,1	36,5	36,9
II	21,1 %	30,5	29,3	36,9	39,7
III	67,8 %	30,2	30,3	38,5	37,8
IV	53,1 %	32,3	33,2	37,8	33,6
V	70,2 %	32,7	32,2	37,2	31,8
VI	60,8 %	29,8	29,3	39,3	36,9
VIII	36,5 %	29,9	27,4	38,3	34,2

Tableau 7. — Ségrégation à la suite de l'autofécondation de souches d'addition monosomique
(n est le nombre de souches utilisées)

Générations	n	Phénotype normal d'addition			n	Phénotype normal d'addition		
		Chromosome I				Chromosome II		
I .. (F 2)	37	449	298	(39,9 %)	13	250	211	(45,8 %)
K .. (F 3)	14	308	163	(34,6 %)	5	46	33	(41,8 %)
M .. (F 4)	11	219	123	(36,9 %)	10	63	53	(45,7 %)
P .. (F 5)	25	1058	627	(37,2 %)				
TOTAL	87	2034	1216	(37,4 %)	28	359	297	(45,3 %)
Homogénéité ..		$\chi^2 = 3,66$ (3 d.l.)				$\chi^2 = 0,50$ (2 d.l.)		
		Chromosome III				Chromosome IV		
I .. (F 2)	1	40	30	(42,9 %)	3	71	54	(43,2 %)
K .. (F 3)	11	194	108	(35,8 %)				
M .. (F 4)	3	53	30	(36,1 %)	6	125	107	(46,1 %)
P .. (F 5)	2	71	37	(34,3 %)				
TOTAL	17		205	(36,4 %)	9	196	161	(45,1 %)
Homogénéité ..		$\chi^2 = 1,73$ (3 d.l.)				$\chi^2 = 0,20$ (1 d.l.)		
		Chromosome V				Chromosome VI		
I .. (F 2)	8		147	(48,4 %)	4	60	62	(50,8 %)
K .. (F 3)	9		86	(46,7 %)	10	116	107	(48,0 %)
M .. (F 4)	9		119	(43,5 %)	3	86	92	(51,7 %)
P .. (F 5)	3		95	(45,9 %)				
TOTAL	29		433	(46,2 %)	22	262	261	(49,9 %)
Homogénéité ..		$\chi^2 = 1,96$ (3 d.l.)				$\chi^2 = 0,52$ (2 d.l.)		
		Chromosome VII				Chromosome VIII		
I .. (F 2)	1		14	(42,4 %)	4	26	34	(56,7 %)
K .. (F 3)					6	72	83	(53,5 %)
M .. (F 4)					9	86	84	(49,4 %)
P .. (F 5)								
TOTAL	1		14	(42,4 %)	19	184	201	(52,2 %)
Homogénéité ..						$\chi^2 = 1,29$ (2 d.l.)		

Pour préciser l'origine de ces différences, nous avons croisé des individus de caryotype aberrant pris soit comme mâles, soit comme femelles, avec *G. hirsutum*. Le tableau 9 groupe l'ensemble des observations faites à ce sujet.

Dans tous les cas, quel que soit le chromosome additionnel, il est transmis avec la même fréquence, de l'ordre de 31 %, par les gamètes femelles. Ce résultat évoque un mécanisme commun d'élimination des chromosomes additionnels. Un examen méiotique des cellules-mères des mégaspoires est

évidemment difficilement praticable, mais nous avons remarqué, en examinant la méiose de cellules-mères de grains de pollen, que l'élimination du chromosome additionnel se situe en télophase. Nous avons alors examiné en détail 98 cellules-mères de grains de pollen d'individus à 53 chromosomes, dans le cas présent, le 53^e était le chromosome I. Dans 44 cellules-mères en effet, le chromosome additionnel a été rejeté, en fin de métaphase I, en dehors des condensations de cytoplasme incluant les chromosomes de *G. hirsutum*. Sa division se produit, en métaphase II, en synchro-

Tableau 8. — Taux de recouvrement du chromosome surnuméraire en régime d'autofécondation

Chromosome	Nombre de souches	Type normal	Type modifié	Total	Homogénéité χ^2
I	87	2 034	1 216 (37,4 %)	3 250	23,42
II	28	359	297 (45,3 %)	656	3,61
III	17	358	205 (36,4 %)	563	6,15
IV	9	196	161 (45,1 %)	357	1,66
V	29	510	438 (46,2 %)	948	8,40
VI	22	262	261 (49,9 %)	523	14,54
VII	1	19	14 (42,4 %)	33	0,00
VIII	19	184	201 (52,2 %)	385	17,98
Total		3 922	2 793 (41,6 %)	6 715	75,76 (7 d.l.)

nisme avec le reste de la garniture chromosomique, mais les deux chromosomes-fils demeurent inclus dans un micronoyau éliminé au stade tétrade. Par contre, lorsque le chromosome surnuméraire est intégré dans une plaque métaphasique, en deuxième division, il suit le sort des chromosomes de *G. hirsutum*. La probabilité d'appartenir à une microspore avoisine donc 27 %, pourcentage voisin de celui que l'on observe effectivement dans la descendance d'un croisement par *G. hirsutum* d'un individu aneuploïde utilisé comme femelle.

Les différences constatées dans le tableau 8 proviennent donc du fait que les divers chromosomes supplémentaires ne sont pas transmis avec la même fréquence par les gamètes mâles. L'examen du tableau 9 montre effectivement que le chromosome I n'est transmis par le gamète mâle que dans 8,8 % des cas, alors que le chromosome VIII est transmis dans 23,1 % des cas. Au cours de la germination des grains de pollen, les gamètes mâles aneuploïdes sont en compétition avec les gamètes mâles euploïdes. Il est possible que la vitesse de croissance des tubes polliniques des premiers soit inférieure à celle des seconds. On sait, en effet, que les gamètes mâles sont particulièrement révélateurs de tout déséqui-

libre. L'observation suivante vient à l'appui de cette interprétation : la descendance directe d'un individu, immatriculé M 5009, dont le phénotype révélait la présence de certains éléments du chromosome I de *G. anomalum* (présence de la maculature du pétale mais absence de pigmentation de la fibre) a donné lieu à une ségrégation aberrante (18 individus à phénotype d'addition, 16 individus euploïdes). L'examen cytologique a révélé que le chromosome surnuméraire se réduit à un fragment centrique dont la taille n'excède pas le cinquième d'un chromosome, mais dont le comportement méiotique, en particulier en ce qui concerne la division, est normal. Les individus porteurs de cette addition ayant été autofécondés, 48,9 % d'individus aneuploïdes, sur un total de 348, ont été recueillis dans la descendance. Croisés par *G. hirsutum* utilisé comme mâle, ils ont transmis le chromosome surnuméraire à 27,2 %, sur un total de 959, de leur descendance. On peut en déduire que le taux de transmission de ce fragment par les gamètes mâles atteint environ 30 %. Il semble donc que, dans ce cas, l'élimination d'une grande part du chromosome surnuméraire rend les gamètes mâles aneuploïdes aussi compétitifs que les gamètes mâles euploïdes.

Tableau 9. — Transmission des gamètes aneuploïdes (croisement de retour par *G. hirsutum* des individus d'addition)

Chromosome	Aneuploïde femelle			Aneuploïde mâle		
	Type à 52 chr.	Type à 53 chr.	Total	Type à 52 chr.	Type à 53 chr.	Total
I	867	386 (30,8 %)	1 253	561	54 (8,8 %)	615
III	76	27 (26,2 %)	103			
IV	31	20 (39,2 %)	51			
V	219	112 (33,8 %)	331			
VI	48	23 (32,4 %)	71			
VIII	73	39 (34,8 %)	112	110	33 (23,1 %)	143
Total	1 314	607 (31,6 %)	1 921			

Tableau 10. — Estimation du taux de transmission des gamètes mâles aneuploïdes y

Chromosome	Proportion des individus à 52 chr. par filiation directe a/N	Proportion des gamètes à 53 chr. chez la femelle x	y estimé		y observé	Zygotes à 54 chr. estimation	
			inf.	sup.		inf. (viables)	sup. (invia.)
I	62,6 %	30,8 %	9,5 %	13,2 %	8,8 %	2,9 %	4,1 %
III	54,7 %						
IV	63,6 %	26,2 %	13,8 %	17,9 %		3,6 %	4,7 %
V	54,9 %	39,2 %	9,7 %	15,0 %		3,8 %	5,9 %
VI	53,8 %	33,8 %	18,8 %	23,9 %		6,4 %	8,8 %
VII	50,1 %	32,4 %	25,9 %	34,0 %		8,4 %	11,0 %
VIII	57,6 %						
	47,8 %	34,8 %	26,7 %	35,8 %	23,1 %	9,2 %	12,4 %

Si les chromosomes surnuméraires ne sont pas tous transmis avec la même fréquence, on doit pouvoir compléter le tableau 9 en calculant le taux de transmission de chaque chromosome par les gamètes mâles. N'oublions pas cependant qu'il existe deux types de structure aberrante que nous avons pu distinguer au moins dans les dernières générations. Il n'est pas impensable, même a priori, que la viabilité des disomiques très aberrants soit plus faible que celle des monosomiques.

Si x est la proportion des gamètes femelles transmettant le chromosome surnuméraire en régime d'autofécondation et y la proportion des gamètes mâles de même composition, les proportions des diverses classes zygotiques seront :

$$\begin{aligned} a/N & 52 \text{ chromosomes} & (1-x)(1-y) \\ b/N & 53 & x(1-y) + y(1-x) \\ c/N & 54 & xy \end{aligned}$$

N étant l'effectif de la descendance.

Compte tenu des restrictions faites quant à la viabilité de disomiques, c/N est peut-être sous-estimé. Dans ces conditions, la fréquence observée a/N représente une valeur située entre $(1-x)(1-y)$ dans le cas où tous les individus à 54 chromosomes sont viables et $(1-x)(1-xy)$ dans le cas où ils sont tous inviables ; x et a/N étant connus, on peut estimer les

limites inférieures et supérieures de y. On constate alors que l'estimation supérieure du taux de transmission par les gamètes mâles est souvent inférieure au taux de transmission par les gamètes femelles. Ces résultats sont résumés dans le tableau 10.

On peut en déduire des estimations du nombre de zygotes à 54 chromosomes. Ces estimations ont une limite inférieure qui correspond au cas où toutes les plantes à addition disomique sont viables et supérieure qui correspond au cas où elles sont toutes inviables. Au cours des dernières générations, la pratique de ces populations nous a permis de préciser nos observations et de séparer, d'après son phénotype, les individus porteurs d'une addition monosomique ou disomique. Le résultat de ces comptages se trouve dans le tableau 11.

Nous avons pu ainsi nous rendre compte que la fréquence des individus porteurs d'une addition disomique est, dans certains cas, inférieure à celle que l'on aurait pu attendre dans l'hypothèse où ils seraient tous viables. En particulier, certains individus porteurs d'addition disomique des chromosomes I, V et VIII doivent disparaître de façon précoce. Il faut donc admettre qu'une part des individus disparaît au stade zygote ou au stade plantule. Ceci ne fait que confirmer la faible viabilité des individus porteurs d'une addition disomique.

Tableau 11. — Ségrégations caryologiques observées dans les populations d'addition

Chromosome	Effectif total	Fréquence des individus			Fréquences calculées des zygotes à 54 chr.	
		à 52 chr.	à 53 chr.	à 54 chr.	minimum	maximum
I	747	449	285	13	22	31
II	347	189	140	18		
III	343	213	115	15	12	16
IV	413	288	116	14	16	25
	487	269	197	21	31	43
VI	191	92	86	13	16	21
VIII	298	142	144	12	27	37

c - Événements cytologiques secondaires chez les populations d'addition.

Si les résultats rapportés précédemment groupaient la totalité des observations, ils seraient en contradiction avec ceux qui ont été rapportés au chapitre I. D'une part, nous avons raisonné en admettant que les chromosomes, qu'ils soient *hirsutum* ou *anomalum*, étaient intacts et que, pour chaque chromosome supplémentaire, trois types d'individus pouvaient se produire. D'autre part, nous avons montré que des trivalents correspondant manifestement à des recombinaisons entre chromosomes *hirsutum* et *anomalum* pouvaient exister. Cela conduit nécessairement à obtenir des individus hors-type dont on peut penser que certains au moins seront identifiables ; on peut même s'attendre à ce que de tels hors-types apparaissent dès le départ et à chaque génération. Leur présence n'est pas en contradiction avec les descriptions faites : des hors-types identifiables existent mais ils sont rares et leur rareté n'est pas de nature à modifier sensiblement les fréquences rapportées.

Nous avons dit précédemment que, dans la grande majorité des cas, les diverses descendance correspondante au même chromosome fournissent des chiffres très comparables. Quelques ségrégations faisaient en effet exception à la règle générale. C'est ainsi, par exemple, que dans la descendance de la souche M 5468, dont nous reparlons plus loin, nous avons remarqué un nombre particulièrement élevé de plantes portant tous les caractères révélateurs de la présence du chromosome I. L'examen méiotique a montré alors que ces plantes n'avaient plus que 52 chromosomes. La descendance de la souche M 5278, dont nous reparlerons également, présentait les mêmes particularités ; nous verrons que, dans ce cas, 53 chromosomes étaient effectivement présents mais que le 53^e entraînait fréquemment dans la consti-

tution d'un trivalent. En règle générale, donc, nous avons pratiqué un examen cytologique chaque fois que nous avons remarqué de telles anomalies de ségrégation et nous avons constaté, le plus souvent, que ces anomalies pouvaient être attribuées à une recombinaison entre un chromosome de *G. hirsutum* et le chromosome additionnel.

Mais nous avons également observé d'autres accidents. Dans la souche M 5009, à laquelle nous avons déjà fait allusion, l'élément additionnel se réduit à un fragment centrique encore capable cependant de provoquer la maculature de pétale. Il s'agit là d'une cassure chromosomique dont BROWN (1959) a déjà donné des exemples. Nous avons également remarqué des individus dont le phénotype différait à la fois de celui de *G. hirsutum* et de celui d'individus porteurs d'une addition. C'est ainsi que la plante 18289 se caractérisait à la fois par un phénotype très particulier et une fréquence très élevée de trivalents.

L'addition d'un chromosome étant susceptible de donner naissance à des accidents divers, nous avons cherché à déterminer avec quelle fréquence ils pouvaient survenir. Au cours de la succession des générations, nous avons ainsi examiné 1837 méioses d'individus porteurs d'une addition monosomique appartenant à des ségrégations normales. Nous avons constaté la présence d'un trivalent dans 48 cellules-mères et celle de trois univalents dans 21 cellules-mères. 3 % environ des cellules sont donc susceptibles de donner des gamètes différents de ceux qui sont à l'origine soit d'un cotonnier normal, soit d'un cotonnier porteur d'un chromosome additionnel.

Une remarque particulière doit être faite concernant l'addition du chromosome III. La présence de ce chromosome est en effet en relation avec un taux d'asynédèse parfois élevé, le défaut d'appariement pouvant atteindre 25 chromosomes.

3. — LES ADDITIONS DISOMIQUES

N'ajouter au génome de *G. hirsutum* que des chromosomes individuels de *G. anomalum* était le procédé le plus simple pour obtenir des plants qui, tout en conservant une part du patrimoine héréditaire de l'espèce sauvage, étaient fertiles. La stabilisation de ces additions nécessite cependant que le chromosome additionnel soit en double exemplaire. Dans toutes les descendance provenant de l'autofécondation d'individus porteurs d'une addition monosomique, nous avons pu reconnaître la présence d'individus particulièrement déficients et presque totalement stériles. L'examen cytologique nous a montré qu'il s'agissait d'individus porteurs d'une addition disomique et nous avons cherché à nous assurer que l'expression de ces déficiences résultait bien de la présence en double exemplaire d'un chromosome. Nous avons également tenté d'isoler des individus suffisamment fertiles pour assurer une

descendance et constituer des têtes de lignées. Enfin, nous avons cherché à déterminer dans quelle mesure on peut espérer que la fertilité de ces lignées augmente.

a - Caractères des additions disomiques ; isolement de lignées.

Bien que l'importance des anomalies soit plus ou moins fonction de la nature du chromosome additionnel, les individus porteurs d'une addition disomique ont en commun un certain nombre de caractéristiques.

L'addition disomique du chromosome I ou du chromosome III entraîne la désorganisation de la croissance ayant pour conséquence une réduction de la taille. Par contre, la présence des chromosomes II,

IV ou VI en double exemplaire entraîne une levée de l'inhibition des bourgeons latéraux qui provoque une surabondance de rameaux et un aspect buissonnant. L'addition du chromosome VI entraîne une simple réduction de la taille.

En règle générale, les anthères sont presque totalement indéhiscentes. Le défaut de maturation du pollen à des stades très divers est attribuable à la constitution de la plante et non à celle des microspores. Un individu porteur d'une addition monosomique a en effet un pollen de maturité homogène et la coloration ne permet pas d'identifier les éléments qui portent un chromosome additionnel.

L'avortement de nombreux ovules confère aux capsules des formes tourmentées, et chaque chromosome en modifie spécifiquement les proportions. Les capsules ne parviennent à maturité que si l'on prend soin d'appliquer de la gibbérelline; les graines qui parviennent à se développer mûrissent normalement, à l'exception de celles qui proviennent de plantes portant le chromosome VI en double exemplaire.

Nous avons pourtant constaté, lors de l'examen de la descendance du pentaploïde par *G. hirsutum*,

qu'un certain niveau de fertilité peut être compatible avec la présence de plusieurs chromosomes. Il semble donc que l'addition disomique ait des effets spécifiquement différents de ceux provoqués par l'addition double monosomique. Pour nous en assurer, nous avons réalisé l'expérience suivante.

Etant parvenu à isoler une lignée d'addition disomique du chromosome VI à pollen suffisamment fertile, nous l'avons utilisée comme mâle dans un croisement par des individus portant le chromosome I en simple exemplaire. Nous avons isolé dans les descendance les souches possédant l'addition double monosomique chromosome I-chromosome VI. Utilisées comme femelle, ces souches ont alors été croisées par la lignée d'addition disomique du chromosome VI et nous avons recueilli une descendance composée de :

- 17 additions monosomiques du chromosome VI ;
- 10 additions double monosomiques chromosome VI - chromosome I ;
- 9 additions disomiques du chromosome VI ;
- 7 additions disomiques VI - monosomiques I (fig. 3)

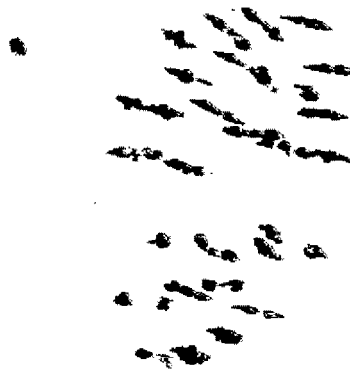


Figure 3. -- Métaphase I du plant X/54-2. Addition disomique du chromosome VI et monosomique du chromosome I.

Tableau 12. — Effets comparés de plusieurs additions multiples

	Pourcentage de graines avortées	Production par pied en g	Longueur de fibre en mm	Rendement à l'égrenage
26 II + 1 I _{VI}	16,6 ± 3,7	315,9 ± 33,5	30,4 ± 0,8	37,0 ± 0,8
26 II + 1 I _{VI} + 1 I _I	27,5 ± 6,7	187,5 ± 32,1	28,8 ± 1,1	33,4 ± 1,1
26 II + 1 II _{VI}	42,8 ± 6,2	33,9 ± 24,0	27,8 ± 1,1	28,8 ± 1,0
26 II + 1 II _{VI} + 1 I _I	50,1 ± 5,2	33,6 ± 17,3	26,7 ± 0,8	28,6 ± 1,1

Nous avons laissé cette population en fécondation libre et nous avons estimé la fertilité de chaque individu par son pourcentage de graines avortées et sa production de coton-graine. En outre, nous avons estimé la longueur de fibres de chaque plante ainsi que son rendement en fibres. Il apparaît alors de façon nette que la présence d'un chromosome en double exemplaire est plus désavantageuse que celle de deux chromosomes différents en simple exemplaires. Ainsi qu'on peut le constater par l'examen du tableau 12 qui résume ces observations, la fertilité en particulier est très sensible à la nature des additions.

Au cours des premières générations qui ont suivi l'isolement des différents types d'addition, l'application de gibbérelline a permis d'obtenir quelques graines par autofécondation. Malgré la composition des parents, l'élimination des chromosomes additionnels a persisté. Sur 60 plantes descendant d'additions disomiques des chromosomes I, II et IV, 15 étaient semblables aux parents mais 45 ne portaient plus qu'un chromosome en addition, tandis que 10 n'avaient plus que 52 chromosomes. Les gamètes à 26 chromosomes étant favorisés, en particulier dans la population gamétique mâle, la stabilité de telles descendance est évidemment fonction de la régularité avec laquelle les chromosomes additionnels s'apparient. Or, le degré d'association en paires varie selon la nature du chromosome additionnel et l'appariement ne peut être considéré comme régulier que dans les cas d'addition des chromosomes V et VI. Lorsque le chromosome V est en double exemplaire, l'appariement a lieu dans 93 % des cellules et le nombre de chiasmas atteint $51,9 \pm 1,9$ par cellule. Dans le cas du chromosome VI, ainsi qu'on peut le constater d'après l'examen de la figure 4, la paire additionnelle s'intègre dans le fuseau et le nombre de chiasmas par cellule atteint $53,4 \pm 0,7$.

Chaque génération descendant d'addition monosomique comportait un certain pourcentage de plants portant une addition disomique ; nous les avons autofécondés systématiquement. Quelques-uns d'entre eux se sont révélés d'une fertilité mâle suffisante pour pouvoir assurer une descendance par autofécondation. Avec apport de gibbérelline sur les capsules et au prix d'une sélection sévère, il est possible actuellement de perpétuer par autofécondation les races d'addition disomique des chromosomes IV, V et VI. Les caractéristiques de ces lignées et leur fertilité ont été appréciées en prenant pour témoin la variété Allen de *G. hirsutum*. Le taux d'avortement des ovules est très élevé, le rendement en coton-graine est très faible et le rendement à l'égrenage est nettement inférieur à celui de la variété de référence. Cependant, la race d'addition du chromosome IV a une longueur de fibre légèrement supérieure à celle de l'Allen. Le tableau 13 regroupe l'ensemble de ces données.

Nous avons également isolé une race d'addition du chromosome I. Mais cette race n'a pu être stabilisée que grâce à la perte d'un bras de chromosome de *G. hirsutum*. Nous aurons l'occasion, au cours du chapitre suivant, d'expliquer la façon dont cet isolement a été réalisé.

b - Examen, au cours de plusieurs générations successives, d'une race d'addition disomique.

C'est grâce à la fertilité mâle relative de quelques plants porteurs d'addition disomique que nous sommes parvenu à isoler des lignées d'addition. On pouvait, en effet, constater sous ce rapport une certaine variation entre plants dont l'origine est peut-être attribuable au fait que l'on a utilisé deux variétés de *G. hirsutum* lors des premiers croisements. Cette variation était cependant de faible amplitude. Au

Tableau 13. — Caractéristiques de lignées d'addition disomique

Chromosome	Production en grammes/pied	Poids de 100 graines	Longueur de fibres mm	Pourcentage de fibres	Taux de graines avortées
Ch. IV	21,2	10,1	34,9	25,7	70,7 %
Ch. V	25,8	14,5	29,7	25,8	73,4 %
Ch. VI	36,7	4,9	26,5	29,4	60,6 %
Allen	120,7	9,7	32,3	39,0	13,0 %

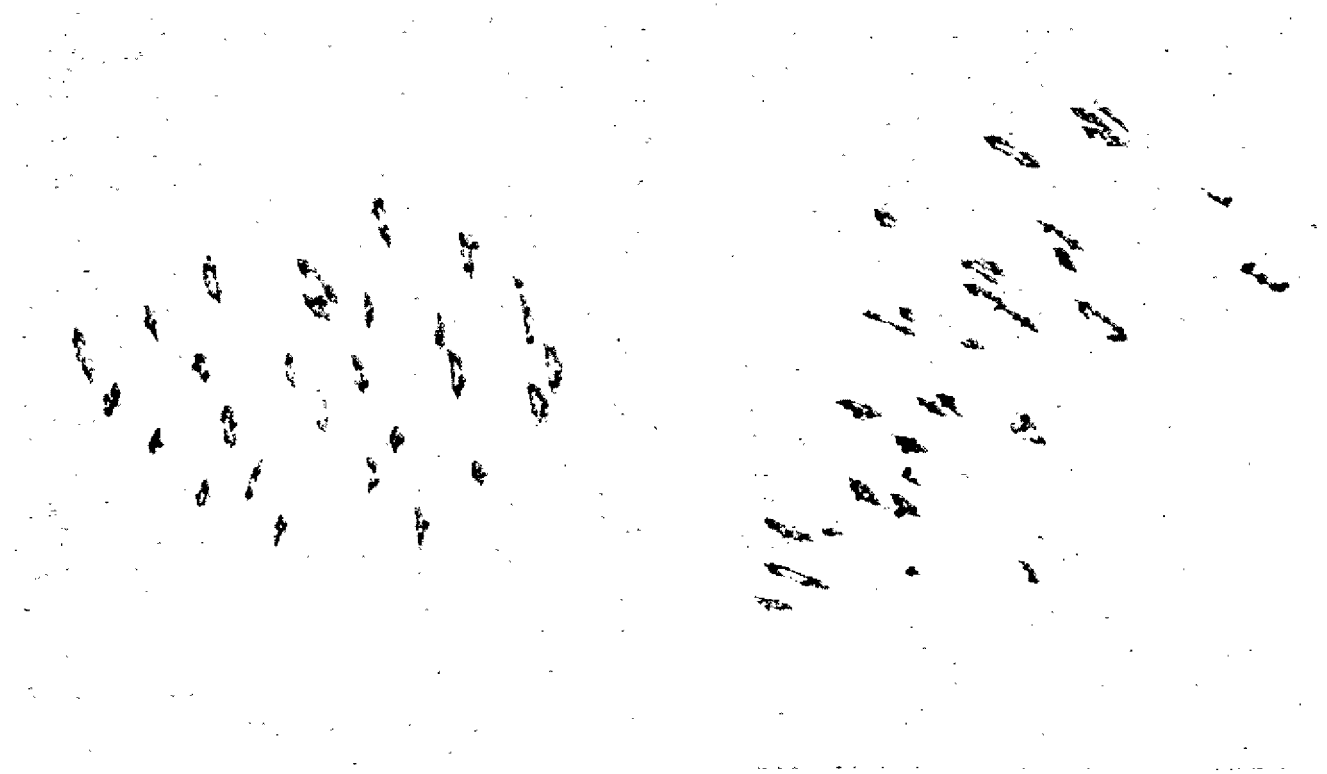


Figure 4. — Méiotes d'un individu possédant le Chromosome VI en addition disomique.

cours de la succession des générations de ces lignées d'addition, on peut prévoir qu'une fraction des individus retournera à l'état d'addition monosomique et, par la suite, à l'état euploïde; la sélection peut éliminer ces accidents. Mais on peut également penser que des remaniements chromosomiques et des mutations géniques éventuelles peuvent influencer sur la fertilité et modifier la composition de ces lignées. Il nous a donc semblé utile d'examiner en détails trois générations successives d'une lignée d'addition et, dans la mesure du possible, de les comparer.

Nous avons choisi la race d'addition du chromosome VI qui se perpétue assez aisément et dont la paire additionnelle a l'avantage d'une stabilité relative. Quatre souches, dont la généalogie est résumée dans le tableau 14, sont à l'origine des lignées que nous avons utilisées. Par autofécondation de ces souches, nous avons obtenu quelques graines qui ont donné naissance à un nombre d'individus très restreint mais qui présentaient tous les caractères de l'addition disomique. Cette première descendance a fait l'objet d'observations détaillées. Nous avons remarqué en particulier que les anthères s'ouvrent avec un retard de deux heures par rapport à celles

de *G. hirsutum*. D'après la coloration pratiquée sur 500 grains par plant, le pollen parvient à maturité à peu près totalement chez trois descendances, moins bien chez la quatrième. Près de la moitié des ovules avortent. En outre, le délitage à l'acide sulfurique révèle le défaut de maturité de nombreuses graines, mais ce défaut est très atténué lorsque les capsules sont protégées d'une évaporation trop intense par un sachet de cellophane. Un contrôle cytologique a permis de vérifier que ces individus portent effectivement une addition disomique. Le tableau 15 résume l'ensemble de ces observations.

L'autofécondation a été pratiquée pendant trois générations successives au cours desquelles on a sélectionné les additions disomiques sur la base d'observations phénotypiques. Un lot de semences a été conservé en chambre froide à chaque génération. Au cours de la première génération, nous avons croisé les quatre lignées par *G. hirsutum*. Les plants provenant de ce croisement, qui possédaient 53 chromosomes, ont été autofécondés et croisés à nouveau par *G. hirsutum*. En troisième génération, nous avons isolé et autofécondé les individus à 54 chromosomes descendant du premier croisement et les plants à

Tableau 14. — Généalogie des souches d'addition disomique du chromosome VI

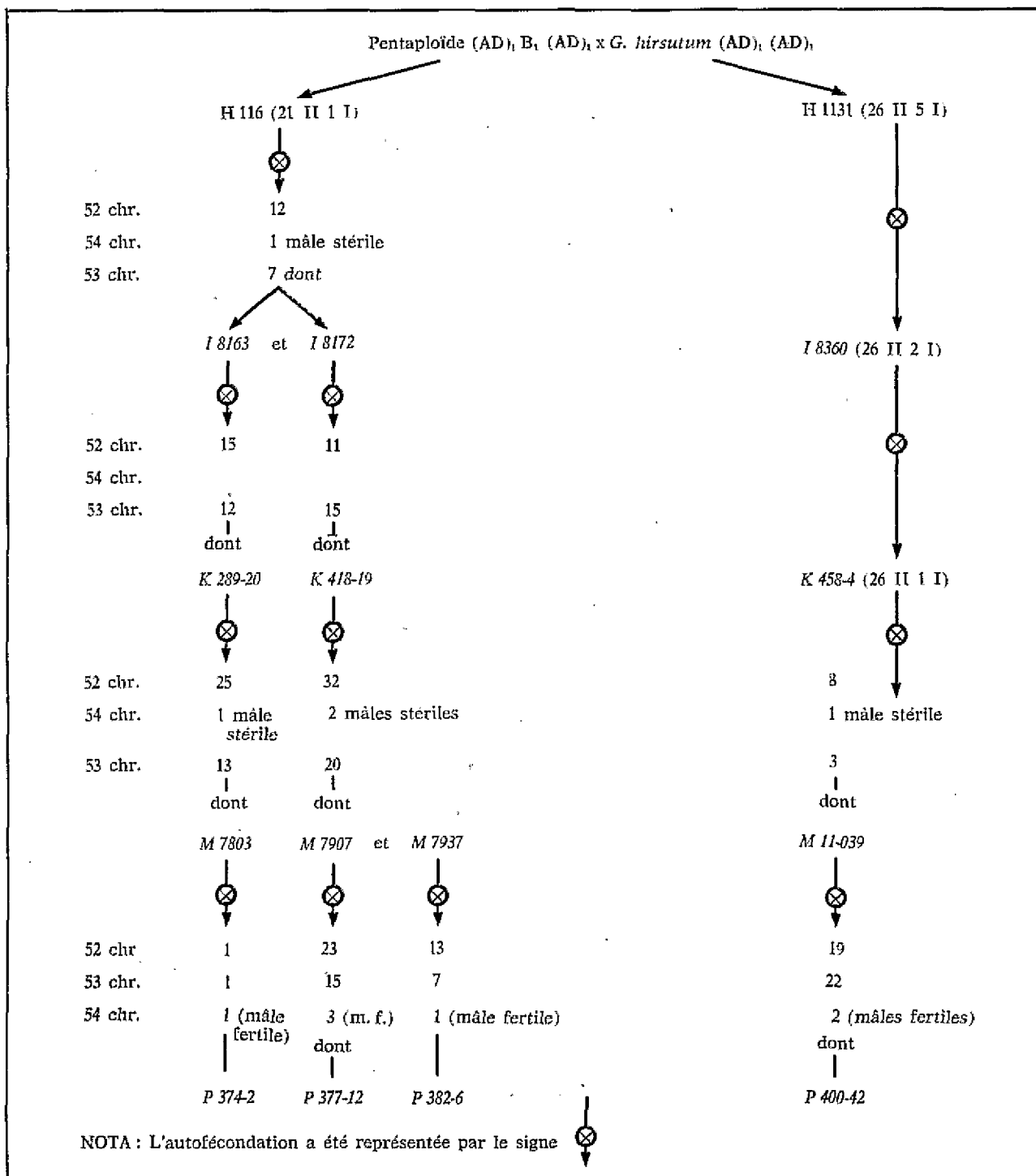


Tableau 15. — *Caractéristiques des quatre lignées d'addition disomique du chromosome VI*

	P 374-2	P 377-12	P 382-6	P 400-42
Nombre d'individus	1	6	6	16
Avortement du pollen	31,3 %	9,0 %	4,1 %	4,7 %
Avortement des ovules	34,0 %	44,5 %	44,6 %	44,8 %
Graines immatures	20,0 %	37,0 %	35,0 %	31,0 %
Poids de 100 graines mûres	5,8 g	5,9 g	5,2 g	6,6 g
Longueur de fibres	26,3 mm	26,0 mm	25,5 mm	23,5 mm
Rendement à l'égrenage	22,2 %	32,0 %	34,2 %	27,3 %
Nombre de chiasmas par cellule	52,4 ± 1,2	53,6 ± 0,5	53,1 ± 1,0	53,4 ± 0,7

53 chromosomes provenant du second croisement. L'essentiel de ces opérations est résumé dans le tableau 16.

Ces opérations étaient destinées à nous permettre de comparer, dans un seul essai, quatre populations appartenant à trois générations successives (G_0 , G_1 , G_2), trois d'entre elles ayant été obtenues par filiation directe, la quatrième par croisement suivi d'auto-fécondation. Ces populations représentées dans le tableau 16 par des encadrés, étaient elles-mêmes subdivisées en quatre sous-populations correspondant aux souches d'origine. En pratique, trois traitements sur les seize possibles ont fait défaut par manque de semences.

Nous nous sommes donc borné à comparer 13 objets en 6 répétitions, chaque parcelle élémentaire étant représentée par 5 plants. En vue d'éliminer toute sélection accidentelle, toutes les graines ont été semées en pots et plantées au champ après germination. Malgré ces précautions, 39 plants sur 390 ont disparu à l'état de plantules. Les populations issues du second croisement de retour, composées d'individus à 52, 53 et 54 chromosomes, ont également été réparties dans l'essai mais ont été éliminées de l'analyse statistique.

Chaque individu a fait l'objet d'un examen phénotypique détaillé au cours duquel nous avons mesuré la production de coton-graine, le poids moyen de

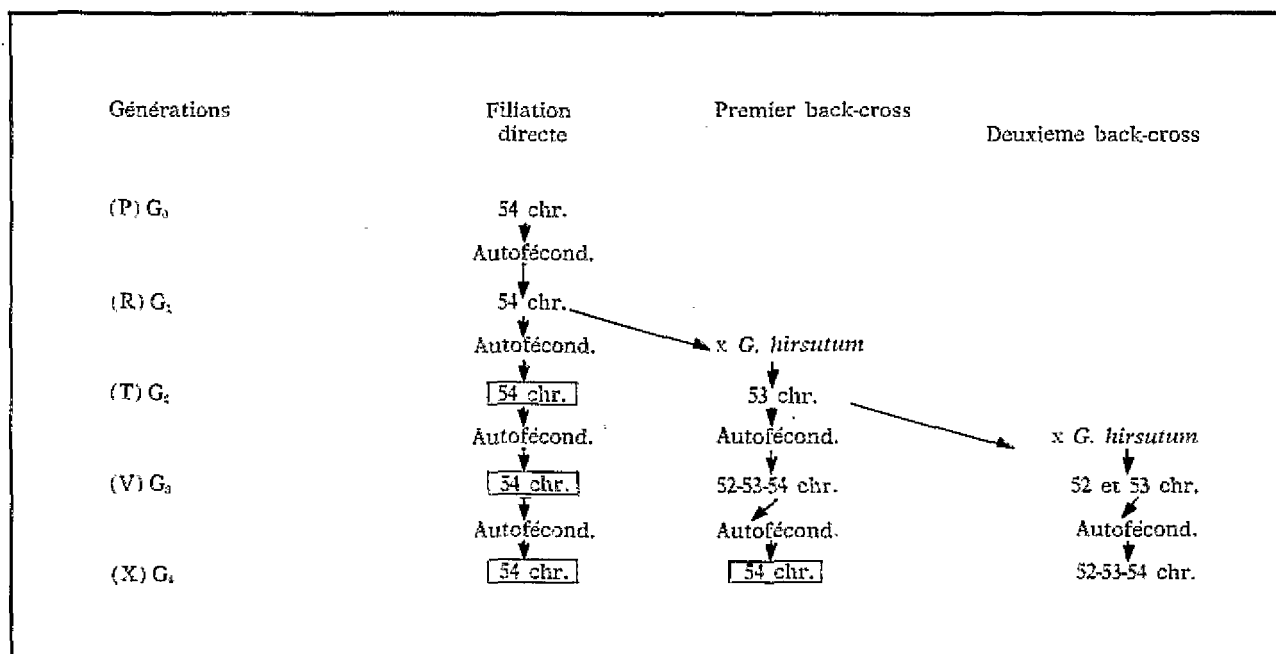
Tableau 16. — *Descendances des lignées d'addition disomique du chromosome VI*

Tableau 17. — Confrontation de populations d'addition disomique du chromosome VI au cours de trois générations successives

Souches	Générations	Nombre de plants	Production par pied en g	Poids moyen par capsule (1/10 de g)	Taux d'avortement en %	Longueur de fibre en mm	% de fibre
P 374-2	Fili. dir. G ₁	28	33	18	59,1	25,3	27,9
	G ₂	29	25	16	56,6	26,4	26,3
P 377-12	Fili. dir. G ₂	24	21	13	56,6	29,3	31,4
	G ₃	22	23	11	67,8	27,4	30,1
	G ₄	22	31	14	61,2	27,6	30,6
P 382-6	Back-cross 1	25	31	15	55,7	26,6	30,5
	Fili. dir. G ₂	25	28	15	60,2	28,5	31,8
	G ₃	22	22	11	60,6	27,8	30,8
	G ₄	26	27	15	56,6	28,3	29,6
P 400-42	Fili. dir. G ₂	27	32	17	54,9	25,6	27,1
	G ₃	29	31	17	58,9	25,7	27,9
	G ₄	28	29	14	57,4	26,2	27,6
	Back-cross 1	23	23	12	56,1	25,4	30,6
Différences significatives							
	P = 0,01		8	4	4,8	1,7	1,7
	P = 0,05		11	6	6,5	2,3	2,3
Ensemble des souches (moyenne) ...	Fili. dir. G ₂	76	27,0	15,0	57,2	27,8	30,1
	G ₃	101	27,3	14,3	61,6	26,6	29,2
	G ₄	105	28,0	14,7	58,0	27,2	28,5
	Back-cross 1	48	27,0	13,0	13,5	55,9	30,6
Souches du 2) back-cross 52 chromosomes			130	44	15,0	31,3	38,4
53 chromosomes			109	39	21,2	30,5	36,8
54 chromosomes			27	14	58,4	26,8	29,6

coton-graine par capsule, le taux de graines avortées, la longueur de la fibre et le rendement à l'égrenage. Un prélèvement de boutons floraux a permis de déterminer le caryotype des hors-types.

21 plants, soit près de 6 % de la population, ne possédaient plus que 53 chromosomes et ont été éliminés des analyses. A l'échelle très restreinte de temps que représentent trois générations, la race d'addition disomique du chromosome VI ainsi que le montrent les détails consignés dans le tableau 17, n'a pas subi de variations sensibles des caractères mesurés.

Mais un petit nombre d'individus présente des anomalies dont le détail est le suivant :

X 505-51 - Origine P 374-2, troisième génération (G₄) de filiation directe. Le phénotype est celui de l'addition disomique mais la longueur de la fibre (31,4 mm) et le rendement à l'égrenage (36,0 %) atteignent des valeurs inhabituelles. Sur 12 cellules-mères, on a régulièrement observé 27 bivalents.

X 499-35 - Origine P 377-12, deuxième génération de filiation directe. Mêmes remarques. Lg. de F. 30,6 mm ; % de F. 37,7.

X 503-75 - Origine P 377-12, descendance de croisement par *G. hirsutum*. Mêmes remarques. Lg. de F. 30,9 mm ; % F. 37,2.

X 501-52 - Origine P 382-6, deuxième génération de filiation directe. Ce cotonnier est fertile (140 gr de coton-graine, 31,78 % d'avortement), à grosses capsules sphériques (4,1 gr) mais portant peu de glandes à gossypol. Sur les 20 métaphases qui ont été observées, 13 comprenaient 26 bivalents et 2 univalents ; 7 comprenaient 1 trivalent, 25 bivalents et 1 univalent (figure 5) ; dans l'une des métaphases, le trivalent était fermé. Lg. F. 28,0 ; % F. 34,3.

X 507-84 - Origine P 377-12, deuxième génération de filiation directe. Son aspect phénotypique est tout à fait caractéristique d'un individu porteur d'une addition disomique. Mais ce cotonnier est fertile (151,2 gr de coton-graine, capsules de 4,1 gr). Sur 39 méta-

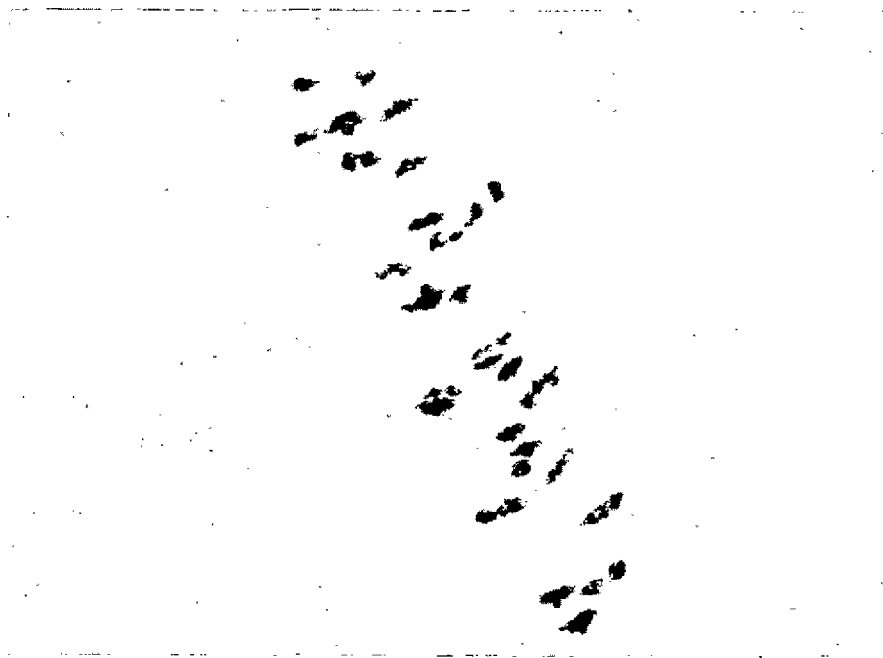


Figure 5. — Evolution d'une race d'addition disomique du chromosome VI. Métaphase I du plant X 501-52 (25 II - 1 III - 1 I).

phases observées, on note 26 bivalents et 1 univalent, soit 53 chromosomes. Lg. F. 30,3 ; % F. 34,5.

X 504-75 - Origine P 400-42, descendance de croisement par *G. hirsutum*. Son aspect phénotypique est très comparable à celui de la souche précédente. Ce cotonnier est fertile (107 gr de coton-graine, 24 % d'avortement, capsules de 3,5 gr). Lg. de F. 23,2 ; % de F. 32,2. Sur 21 cellules-mères analysées, nous avons observé : 16 cellules à 26 bivalents et 1 univalent ; 5 cellules à 1 trivalent, 25 bivalents. Le trivalent était fermé dans quatre de ces métaphases. Ce cotonnier également n'a que 53 chromosomes.

En résumé, les caractéristiques des types d'addition disomique sont, dans l'ensemble, demeurées constantes d'une génération à la suivante.

Mais si la grande majorité des plantes résulte d'une descendance normale, il existe un nombre de hors-types qui est loin d'être négligeable. 6 % des individus résultaient de l'expulsion d'un chromosome additionnel et n'étaient donc plus porteurs que d'une addition monosomique. Ce facteur de variation a été neutralisé, encore que de façon incomplète, par la sélection pratiquée. Il est clair cependant qu'à lui seul il provoquerait un retour inéluctable de la population à l'état euploïde.

Il est beaucoup plus intéressant de constater que les anomalies s'étendent également au matériel *hirsutum*. 2 % des individus sont en effet de hors-types

différents des premiers. Ils nous intéressent tout particulièrement car certains d'entre eux résultent de la substitution de chromosomes de *G. anomalum* et leur descendance permettra d'obtenir des lignées à 52 chromosomes conservant des particularités du chromosome VI.

Six hors-types ont été identifiés ; trois d'entre eux se singularisent exclusivement par les valeurs anormales qu'atteignent la longueur de la fibre et le rendement à l'égrenage. L'absence d'anomalies caryotypiques laisse la place à toutes sortes d'hypothèses quant à leur origine. L'éventualité de mutations n'est pas à exclure mais rien ne nous permet de conclure.

Les trois autres hors-types se singularisent par leur fertilité élevée allée à certains caractères typiques de l'addition disomique. Ils possèdent 53 ou 54 chromosomes et deux d'entre eux, X 501-52 et X 504-75, résultent manifestement d'une recombinaison entre un chromosome de l'espèce réceptrice et un chromosome additionnel. Le plant X 507-84 a fait l'objet d'une étude complémentaire destinée à préciser la nature de sa garniture chromosomique. Un petit échantillon de sa descendance issue d'auto-fécondation a été cultivé en intercampagne. Trois plants se sont révélés euploïdes, trois autres avaient 53 chromosomes tandis que les cinq derniers avaient 54 chromosomes. Les trois individus euploïdes avaient une métaphase tout à fait normale mais possédaient tous les caractères phénotypiques révélateurs de la

présence du chromosome VI. Leur fertilité était cependant très voisine de celle de *G. hirsutum*. Par contre, les individus à 54 chromosomes étaient de taille réduite et de fertilité tout à fait comparable à celle d'individus porteurs d'une addition disomique

banale. Il semble donc raisonnable de penser que X 507-84 résulte de la substitution d'une paire de chromosomes de *G. anomalum* à une paire de chromosomes de *G. hirsutum*, le chromosome additionnel étant d'origine *hirsutum*.

4. — CONCLUSIONS

À la fin du chapitre précédent, nous avons conclu à la nécessité d'un croisement de retour du pentaploïde par *G. hirsutum* pour tenter de rétablir la fertilité des descendance du croisement *G. hirsutum* × *G. anomalum*. La caractéristique principale de la méiose du pentaploïde est la rareté des appariements hétérogénétiques qui entraîne la ségrégation des chromosomes additionnels. L'élimination d'une partie des chromosomes de *G. anomalum* est donc la conséquence la plus probable de ce croisement de retour.

Nous venons de constater que cette élimination est encore plus radicale qu'il n'était prévisible mais qu'une grande partie des combinaisons imaginables paraît réalisable. Dans la population résultant du croisement de retour, certains individus porteurs d'additions multiples peuvent donner un grand nombre de capsules. Mais, en régime d'autofécondation, la fraction de cette population qui, tout en conservant des caractères de *G. anomalum*, est la plus fertile est constituée de plants qui ne possèdent qu'un seul chromosome additionnel.

L'étude de ces additions montre que le chromosome additionnel ne reste pas inerte mais que, au moins une partie de ses gènes expriment leurs potentialités. Mais ce chromosome est absent dans une large fraction des gamètes femelles et dans une fraction plus large encore des gamètes mâles fonctionnels.

Dans la mesure où elle présente un avantage, une telle addition n'est utilisable que si elle est stable. Il est donc nécessaire de l'obtenir en double exemplaire. Cette condition est effectivement réalisable pour tous les chromosomes étudiés. Mais l'addition disomique demeure fréquemment instable en raison des fluctuations d'appariement et de la sélection en faveur des gamètes mâles euploïdes. En outre, la présence d'un chromosome additionnel en double exemplaire entraîne de très graves défauts totalement incompatibles avec l'utilisation agronomique de ces lignées. La sélection des lignées d'addition disomique semble donc aboutir à une impasse.

L'isolement des deux espèces n'est cependant pas

total. Bien que rares, les appariements hétérogénétiques s'observent à la méiose du pentaploïde mais également chez les individus porteurs d'un seul chromosome additionnel. Ils sont en partie à l'origine des anomalies de ségrégation remarquées chez certaines populations d'addition. Il en résulte que l'intégrité d'un chromosome additionnel est toujours incertaine, bien que la sélection en faveur des additions tende à éliminer les produits de recombinaisons éventuelles. Inversement, il doit toujours être possible d'extraire d'une population ou d'une lignée d'addition des souches euploïdes provenant de recombinaison et conservant des caractères de *G. anomalum*. L'examen détaillé de plusieurs générations d'addition disomique du chromosome VI confirme qu'une telle éventualité est effectivement réalisable. Cet examen a permis, en outre, de constater la possibilité de substitutions accidentelles de chromosomes de *G. anomalum*.

L'isolement de lignées d'addition retrouve ainsi tout son intérêt. À défaut de les utiliser directement, on peut les considérer comme un matériel à partir duquel on tentera d'extraire, à la faveur de substitutions ou de recombinaisons, des souches à 52 chromosomes plus immédiatement utilisables.

Mais on peut se demander s'il n'existe pas une voie qui permettrait de parvenir de façon plus directe à la substitution de chromosomes. Le matériel végétal décrit au chapitre II inclut le tétraploïde synthétique (AD)₁A₁B₁ *herbaceum-anomalum-hirsutum* dans lequel le génome B₁ remplace un génome D. Schématiquement, le problème reviendrait à éliminer la totalité du génome de *G. anomalum* à l'exception d'un chromosome et à le remplacer par le génome D de *G. hirsutum* à l'exception également d'un chromosome.

Nous explorerons donc successivement ces deux voies. Dans le chapitre IV, nous décrirons de quelle façon nous avons tenté d'extraire des lignées de substitution dans la descendance du tétraploïde synthétique. En second lieu, nous examinerons, dans le chapitre V, les modalités et les conséquences de la substitution à partir des lignées d'addition.

CHAPITRE IV

RECHERCHE DE SUBSTITUTIONS DANS LA DESCENDANCE DU TÉTRAPLOÏDE SYNTHÉTIQUE $(AD)_1 A_1 B_1$

Le tétraploïde synthétique $(AD)_1 A_1 B_1$ est l'une des formes qui permettent l'association du génome de *G. anomalum* à celui de *G. hirsutum* en faisant appel à une espèce complémentaire, *G. herbaceum*. Nous avons vu, au chapitre II, que cette association est stérile et que la méiose est irrégulière. En première approximation, les chromosomes des génomes A et D restent solitaires. La descendance du tétraploïde ne pouvant être assurée que par croisement par *G. hirsutum*, on doit s'attendre à voir s'éliminer une partie des chromosomes de *G. anomalum*. Mais cette élimination s'accompagnant de l'apport de chromosomes de *G. hirsutum*, on devrait constater une certaine régularisation de la méiose. C'est par l'accumulation de ces deux effets que cette expérience diffère de

celle qui a été pratiquée sur le pentaploïde. S'il en est bien ainsi, on doit pouvoir, par une succession de croisements de retour, parvenir à ne conserver qu'un seul chromosome de *G. anomalum*, le reste de la garniture étant constitué de chromosomes appartenant aux génomes A et D. En même temps, la régularisation de la méiose doit favoriser le rétablissement de la fertilité.

Nous examinerons tout d'abord les descendants du premier croisement de retour, puis nous chercherons à déterminer si une succession de croisements peut permettre d'isoler des lignées de substitution. Nous examinerons en même temps dans quelle mesure on peut ainsi espérer rétablir un niveau convenable de fertilité.

1. — DESCENDANCE PROVENANT DU CROISEMENT DU TÉTRAPLOÏDE PAR *G. hirsutum*

La seule manière d'obtenir une descendance du tétraploïde étant de le croiser par *G. hirsutum*, nous avons fécondé 3 000 fleurs à l'aide de la variété Allen et nous avons appliqué de la gibbérélline sur les ovaires. La plupart des capsules mûres étaient vides mais nous avons pu récolter une cinquantaine de graines. 15 d'entre elles ont germé et ont donné des plantes vigoureuses, à l'exception d'un individu mort au stade cotylédonnaire. Ces plantes avaient des phénotypes variés différant tous très sensiblement du tétraploïde et de la variété Allen. Mais certaines d'entre elles avaient perdu des caractères parentaux : c'est ainsi que 6 plants seulement sur 14 possédaient la maculature du pétale caractéristique de *G. anomalum*. La stérilité pollinique étant presque totale, l'autofécondation n'a donné qu'un nombre infime de graines généralement immatures. Par contre, la fertilité femelle était un peu plus élevée qu'à la génération précédente et nous avons pu ainsi recueillir quelques graines par un nouveau croisement de retour utilisant *G. hirsutum* comme mâle.

Nous avons examiné la méiose de 11 de ces plants mais nous nous sommes contenté d'observer les plaques métaphasiques clairement lisibles. Cette précaution nous a permis de déterminer la composition chromosomique de chaque individu avec un degré de certitude convenable. Les nombres chromosomiques variaient de 50 à 54. Malgré la diversité des gamètes possibles, seuls ont donc été utilisés ceux dont les nombres chromosomiques variaient de 24 à 28. Dans ce nombre n'intervenaient plus que 4 à 7 chromosomes de *G. anomalum*. Plus de la moitié d'entre eux ont donc été éliminés et remplacés partiellement par des chromosomes du génome D. Chez un même individu, ces chromosomes s'associent de façons très diverses, ainsi qu'on peut le constater en examinant la figure 6. En première approximation, les univalents appartenaient aux génomes B et D, tandis que les appariements s'effectuaient la plupart du temps entre chromosomes des génomes A, d'une part, et du génome D, d'autre part. Mais on pouvait également noter des associations entre chromosomes

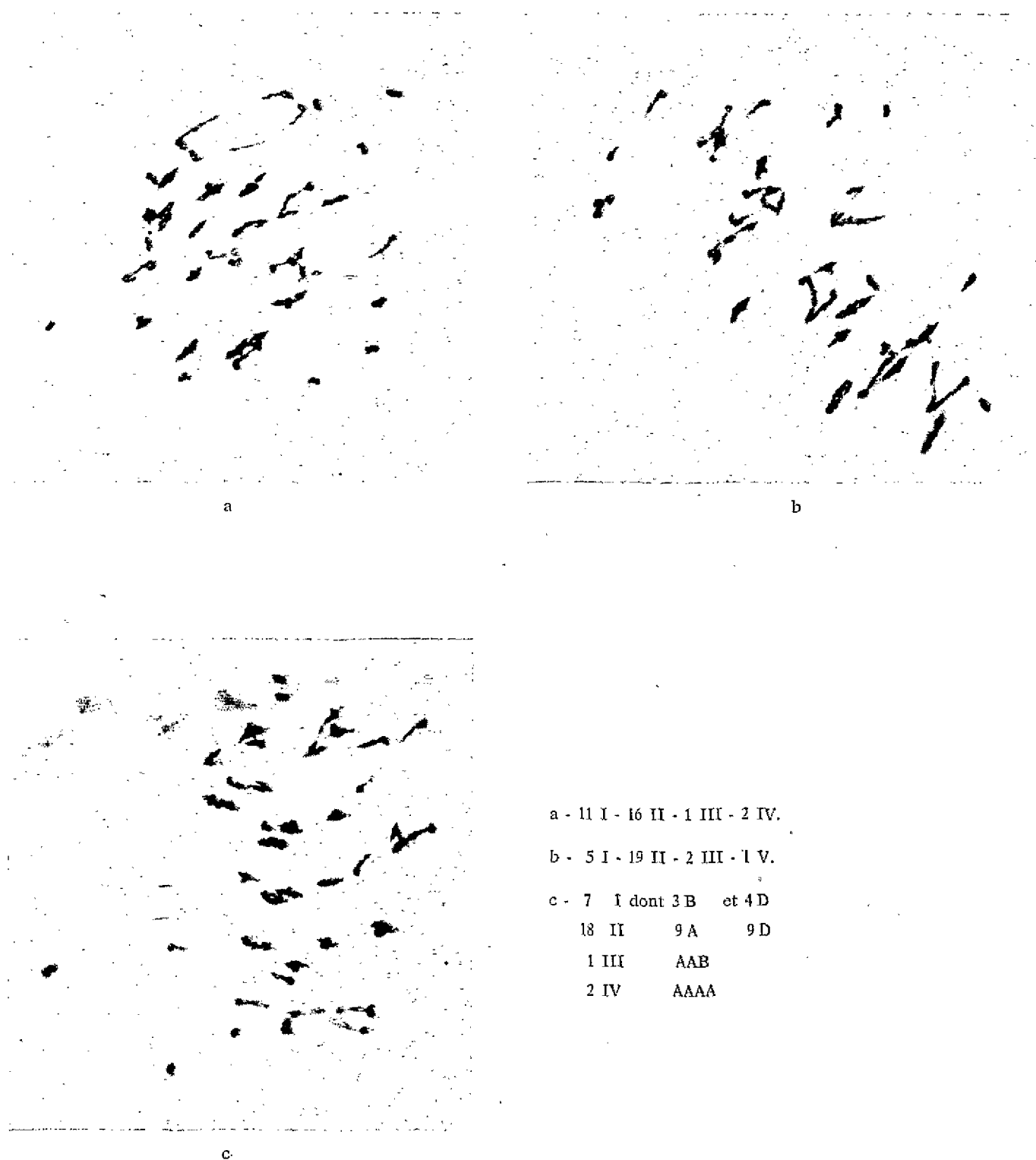


Figure 6. — Métaphase I du plant numéro 10. (Premier croisement de retour du tétraploïde par *G. hirsutum*).

Tableau 18. — Analyse de onze plantes issues du rétrocroisement par *G. hirsutum* du tétraploïde synthétique herbaceum - anomalum - hirsutum

Numéros des souches et nombre de cellules observées	Conjugaison chromosomique moyenne par cellule et nombre somatique total des chromosomes						Apport du tétraploïde synthétique en chromosomes des trois génomes			
	I	II	III	IV	V	Total	A	D	B	Total
1 (11)	8,73	20,09	—	0,27	—	50	12	8	4	24
2 (13)	8,85	19,54	0,35	0,36	—	52	13	9	4	26
3 (13)	7,62	17,92	1,15	0,92	0,08	51	13	8	4	25
4 (10)	11,80	16,90	2,00	0,62	—	54	—	7	6	28
5 (14)	7,14	19,71	1,21	0,43	0,22	53	14	9	4	27
7 (12)	13,82	17,00	1,00	0,55	—	53	14	6	7	27
8 (11)	11,83	18,00	0,50	0,67	—	52	13	7	6	26
9 (10)	10,60	19,20	1,00	0,50	—	54	14	8	6	28
10 (16)	7,94	17,02	1,75	1,44	0,20	54	15	9	4	28
11 (11)	15,27	15,36	1,35	0,73	0,09	54	14	7	7	28
14 (16)	8,69	17,88	2,06	0,44	0,12	53	14	9	4	27
Moyenne	10,28	18,06	1,19	0,63	0,06	52,7	13,7	7,9	5,1	26,7

des trois génomes, associations plus ou moins complexes, allant des bivalents allosyndétiques aux pentavalents. En outre, les compositions chromosomiques de ces plants traduisaient, dans certains cas, des défauts de disjonction de chromosomes du génome A. Enfin, on pouvait noter des cassures chromosomiques assez fréquentes. Le tableau 18 donne le détail de l'analyse de ces 11 plants.

Le passage d'une génération à la suivante se caractérise donc principalement par l'élimination de chromosomes de *G. anomalum* et leur remplacement par des chromosomes du génome D de *G. hirsutum*. Mais il faut également noter l'éventualité de remaniements chromosomiques consécutifs aux appariements hétérogénétiques.

2. — CONSÉQUENCES DES DEUXIÈME ET TROISIÈME CROISEMENTS PAR *G. hirsutum*

Les descendants du croisement du tétraploïde par *G. hirsutum* étant presque totalement mâles-stériles, nous avons pratiqué un deuxième croisement par *G. hirsutum*. Malgré les précautions utilisées, il n'a réussi que très partiellement; on a utilisé les 14 souches obtenues par le premier croisement; 4 d'entre elles n'ont donné aucune graine; les graines récoltées sur une cinquième n'ont pas germé. Les 9 dernières ont donné des descendance plus ou moins abondantes, la plus prolifique a été la souche 8 dont nous n'avons, par la suite, utilisé qu'une fraction des graines.

a - Descendances du deuxième croisement par *G. hirsutum*.

Cette deuxième génération était représentée par 73 plants originaires de 9 souches différentes. La variation phénotypique était encore très grande aussi bien entre familles qu'à l'intérieur d'une même famille. Par analogie avec les caractéristiques observées chez les lignées d'addition, on pouvait reconnaître avec

une assez grande sûreté la présence des chromosomes I et V et, avec moins de certitude, celle des chromosomes III et VI. La fertilité, aussi bien mâle que femelle, était très variable selon les plants mais, de manière générale, encore très réduite. Chaque plant a été autofécondé et croisé à nouveau par *G. hirsutum*, mais l'autofécondation a souvent conduit à un échec. L'examen de la ségrégation du caractère de maculature du pétale semblait montrer qu'aucune sélection ne s'était produite à l'encontre des chromosomes du génome B. 28 plants sur les 54 descendants des souches 2, 4, 5, 8 et 13 exprimaient en effet ce phénotype.

Nous avons pratiqué l'examen de la méiose de 40 plants. Ainsi que le montre le tableau 19, le nombre chromosomique moyen (52,8) n'a pas varié mais le nombre d'univalents (5,13) n'atteignait plus que la moitié du nombre correspondant de la génération précédente. A l'intérieur d'une même famille, on pouvait constater une variation considérable de ces deux valeurs. C'est ainsi que, dans la famille des-

Tableau 19. — Moyennes des appariements des descendances du second rétrocroisement

N° des plants issus du 1 ^{er} rétrocroisement	Appariement					Nombre de chromosomes
	I	II	III	IV	V	
2	5,32	22,93	0,06	0,31		52,6
4	5,75	22,85	0,50	0,75		54,8
5	4,80	21,59	0,66	0,40	0,13	52,2
7	6,16	22,71	0,30	0,28		52,6
8	4,43	23,00	0,22	0,30		52,2
10	4,78	22,64	0,23	0,57		53,0
13	5,66	22,95	0,10			51,7
Moyenne	5,13	22,58	0,30	0,37	0,02	52,8

pendant de la souche 8, où l'examen de 11 plants a été réalisé avec une précision acceptable, le nombre d'univalents variait, selon les plants, de 0,80 à 7,45. Mais nous n'avons constaté aucune corrélation entre le nombre d'univalents et la fertilité.

Ce n'est qu'à partir de cette génération qu'il devenait possible d'apprécier les qualités de la fibre. L'objectif de ces expériences étant d'orienter la sélection en faveur de types présentant un avantage économique, on avait le plus grand intérêt à pratiquer rapidement un examen technologique. L'appréciation de la longueur, de la ténacité et de l'allongement de la fibre a été réalisée sur 37 plants. Nous avons alors constaté que, malgré l'intervention de plusieurs chromosomes de *G. anomalum*, les caractéristiques de fibre restaient proches de celles de la variété Allen de *G. hirsutum* utilisée comme parent récurrent. Cependant, la ténacité pouvait atteindre parfois des valeurs assez exceptionnelles. Le détail de ces analyses se trouve rassemblé dans le tableau 20.

b - Descendances du troisième croisement par *G. hirsutum*.

C'est en raison de la ténacité particulière de sa fibre que nous avons choisi la souche 10-1 pour étudier les descendances provenant de ce troisième croisement. Cette souche présentait l'avantage supplémentaire d'avoir une fibre brune révélatrice de la présence du chromosome V de *G. anomalum*. Sa descendance était composée de 32 plants différant les uns des autres par des caractères de port, de taille des capsules, de forme des feuilles et des bractées.

Le développement végétatif variait selon les individus ; beaucoup d'entre eux étaient très semblables à *G. hirsutum* mais certains portaient de nombreuses

branches végétatives. La fertilité mâle apparaissait totalement rétablie mais 2 plants sur 32 n'ont donné aucune graine, tandis que 3 autres n'en ont produit que quelques grammes. A l'exception de ces cas particuliers, la fertilité de l'ensemble des plants était à peu près normale. A la récolte, 16 individus sur 30 possédaient des fibres révélatrices de l'intervention du chromosome V de *G. anomalum*.

L'analyse cytologique de 16 plants a montré que les nombres chromosomiques variaient encore de 51 à 54, la moyenne s'établissant à 52,4. Malgré la présence persistante de trivalents et de quadrivalents tous ouverts, la méiose devenait plus régulière. En moyenne, 1,93 univalents subsistaient et la majorité des bivalents étaient en anneau (1,46 bivalents droits sur un total de 24,92). Sur les 16 plants analysés, 9 avaient une fibre brune et leurs nombres chromosomiques se répartissaient de la façon suivante : 1 à 51, 4 à 52 et 4 à 53 chromosomes.

Nous avons ainsi isolé des souches fertiles à 52 chromosomes dont le phénotype était modifié par la présence de fragments de chromosomes de *G. anomalum*. C'est l'objectif que nous cherchions à atteindre. En examinant le tableau 21 qui regroupe toutes les données acquises à cette génération, nous pouvons remarquer que, chez la souche Z 345-6, tous les chromosomes pouvaient s'apparier alors que, chez la souche Z 345-31, deux chromosomes restaient solitaires (figure 7). Il est possible que, dans le premier cas, le transfert du caractère de coloration de la fibre ait résulté d'une translocation ou d'une recombinaison alors que, dans le second cas, il pouvait s'agir de la substitution de la totalité du chromosome V. Ce tableau montre également que la fertilité n'est pas en corrélation avec le nombre d'univalents. Enfin, on remarque que les deux plants presque stériles qui ont été analysés sont des monosomiques.

Tableau 20. — *Caractéristiques des descendants du deuxième croisement de retour par G. hirsutum*

(les chiffres entre parenthèses représentent le nombre de cellules analysées)

Souches	Appariement					Nbre chr.	Graines auto-crois.		Technologie			Apport prob. de B.
	I	II	III	IV	V				Long.	Ten.	All.	
1- 1							0	22	31,2	22,4	12,1	
2- 1	3,75	23,30	0,08	0,33	—	52 (12)	95	18	28,3	24,5	7,5	I
2	2,28	24,86	—	—	—	52 (7)	67	23	32,1	21,1	7,9	III
3	6,38	22,31	—	—	—	51 (13)	22	14	28,7	22,7	8,4	I
4	6,00	22,00	—	1,00	—	54 (1)	0	0				I
5	8,20	22,20	0,20	0,20	—	54 (5)	0	2				
4- 1	6,00	21,00	—	1,00	—	52 (1)	0	9				V
2	10,00	22,00	—	1,00	—	53 (1)	0	0				
3	3,00	22,00	2,00	1,00	—	57 (1)	0	0				
5	4,00	24,00	—	—	—	52 (1)	0	1				
5- 1	3,00	21,00	1,00	1,00	—	52 (1)	0	12				
3	5,91	22,73	0,18	0,27	—	53 (11)	1	0				
4	4,00	24,30	—	0,01	—	53 (10)	1	5				
5	11,00	19,00	—	—	—	49 (1)	0	15	28,8	24,0	6,8	I
6	3,60	22,60	1,20	0,20	—	52 (10)	4	87	27,0	20,5	9,3	
7	2,00	19,50	1,50	1,00	0,50	52 (2)	15	38	30,1	28,2	7,4	
8	5,36	22,43	0,93	—	—	53 (14)	75	94	26,4	22,9	9,3	I
9							0	19	27,7	25,2	8,5	
11	3,50	21,75	0,50	0,75	0,50	54 (4)	0	37	19,8	18,7	12,6	I
7- 1							4	11	31,6	32,1	7,0	
2	3,13	23,47	0,07	0,93	—	54 (15)	11	42				V
3	3,00	25,00	—	—	—	53 (1)	0	0				I
4	9,00	19,00	—	1,00	—	51 (1)	0	1				I
5							0	15	23,9	23,0	9,9	I
6	3,00	24,50	—	—	—	52 (4)	0	4				
7	3,00	25,00	—	—	—	53 (2)	0	2				
8	7,00	20,00	2,00	—	—	53 (1)	0					I
10							0	20	28,6	25,3	8,2	
11	8,00	22,00	—	—	—	52 (1)	0	0				I
8- 2	7,08	20,83	0,42	0,50	—	52 (12)	0	4				V-I
3	0,80	25,60	—	—	—	52 (10)	20	43	29,6	26,1	9,7	
4							24	22	29,9	25,4	8,6	
5	5,80	23,40	0,20	0,20	—	54 (10)	8	16	25,4	22,8	8,7	
6	7,45	21,13	0,37	0,27	—	52 (11)	1	28	27,7	19,2	8,7	I
7							126	38	29,0	22,4	8,9	I
8	2,38	23,47	0,08	0,61	—	52 (13)	132	65	29,3	20,5	9,5	I
9	3,50	23,80	0,30	—	—	52 (10)	4	4	26,9	27,1	7,1	I
10							10	12	29,4	23,3	7,3	I-V
11							23	91	28,9	23,3	8,6	I
12							34	47	27,0	21,0	8,0	I
13							13	18	28,4	21,9	7,0	I
14	2,38	23,61	0,08	0,54	—	52 (13)	252	106	29,6	21,7	7,6	I
15	4,64	22,82	0,45	0,09	—	52 (11)	31	65	29,5	22,0	7,6	I
16	2,66	24,67	—	—	—	52 (12)	50	94	29,0	25,2	7,2	V
17	8,09	20,54	0,09	0,64	—	52 (12)	29	11	25,4	19,1	9,8	I
18	3,92	23,08	0,41	0,17	—	52 (12)	124	81	30,4	20,7	8,1	I-V
10- 1	4,09	23,73	—	0,36	—	53 (11)	147	155	29,0	31,2	5,8	V
2							22	28	33,1	27,3	8,2	V
3	5,46	21,54	0,46	0,77	—	53 (13)	10	35	28,9	24,5	7,5	V
4							8	27	28,9	25,2	6,7	V
5							71	63	28,9	24,6	8,3	V
13- 1	5,70	22,70	0,30	—	—	52 (10)	2	45	29,1	21,7	8,7	
3	5,00	23,00	—	—	—	51 (2)	93	34	31,3	25,4	6,6	I-V
5							2	14	21,9	20,6	11,5	V-I
6	6,28	22,86	—	—	—	52 (7)	3	27	25,4	22,8	9,7	
14- 1							95	84				

Tableau 21. — Analyse de la descendance de la souche 10-1
provenant du troisième croisement de retour par *G. hirsutum*
(les souches à fibres brunes sont soulignées)

Souches	Appariements					Nombre de chromosomes	Nombre de C.M. analysées	Coton-graine (en g)
	I	II	(droits)	III	IV			
<u>Z 345-1</u>	2,06	25,28	(1,28)	0,06	0,05	53	12	83,5
<u>Z 345-5</u>	2,20	25,40	(1,10)	—	—	53	10	33,5
<u>Z 345-6</u>	0,25	25,38	(1,18)	—	0,25	52	40	30,5
<u>Z 345-7</u>	1,20	25,80	(1,20)	—	—	53		117,0
<u>Z 345-13</u>	1,60	24,70	(0,90)	—	—	51	26	4,0
<u>Z 345-14</u>	1,50	24,85	(2,55)	—	0,20	52	20	94,0
<u>Z 345-17</u>	4,20	23,40	(0,80)	—	—	51	20	3,5
<u>Z 345-19</u>	0,88	25,06		—	0,25	52	16	18,5
<u>Z 345-21</u>	1,20	24,85	(0,90)	—	0,55	53	20	74,0
<u>Z 345-22</u>	2,60	24,40		0,20	—	52	5	55,5
<u>Z 345-23</u>	1,10	25,20		—	0,10	52	7	58,0
<u>Z 345-25</u>	3,40	24,50	(3,12)	—	0,40	54	7	39,5
<u>Z 345-26</u>	2,38	25,30	(1,77)	—	—	53	16	55,0
<u>Z 345-29</u>	3,00	24,84	(1,10)	—	0,08	53	13	55,0
<u>Z 345-30</u>	1,30	24,80	(0,42)	0,10	0,45	53	36	91,5
<u>Z 345-31</u>	2,00	25,00	(1,46)	—	—	52	12	92,0
Moyenne	1,93	24,92	(1,46)	0,02	0,15	52,4		

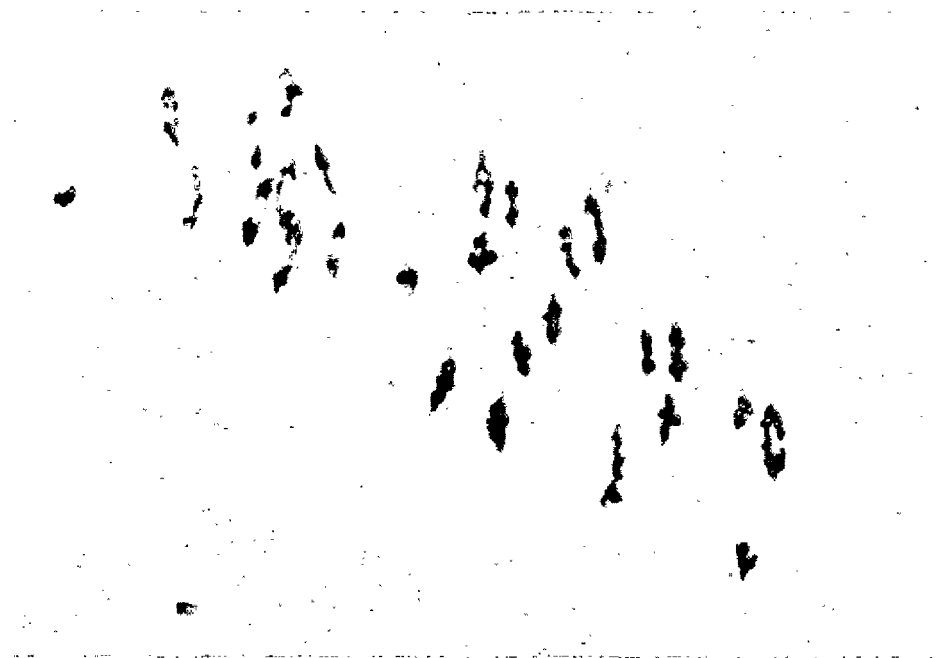


Figure 7. — Métaphase I du plant Z 345-31. Descendance du second croisement de retour du tétraploïde par *G. hirsutum*. On remarque 25 bivalents et 2 univalents de tailles différentes dont l'un appartient au génome B et l'autre au génome D.

Tableau 22. — *Ségrégation de la maculature du pétale chez les descendants issus d'autofécondation de plants à 52 chromosomes.*

Souches parentales	Appariement des souches parentales					Phénotype du pétale	
	I	II	III	IV	n	maculé	blanc
8-8	2,38	23,47	0,08	0,61	52	8	4
8-15	4,64	22,82	0,45	0,09	52	8	1
8-14	2,38	23,61	0,08	0,54	52	28	7
8-17	8,09	20,54	0,09	0,64	52	7	1
8-18	3,92	23,08	0,41	0,17	52	25	11
2-1	3,75	23,30	0,08	0,33	52	19	8
5-8	5,36	22,43	0,93	—	52	21	8
Total						116	40

3. — PRODUITS DE L'AUTOFÉCONDATION DE LA DESCENDANCE DU SECOND CROISEMENT PAR *G. hirsutum*

L'autofécondation de la descendance du second croisement par *G. hirsutum* avait permis de récolter un certain nombre de graines. Les descendants de 13 souches ont ainsi été semés en présence de la variété Allen utilisée comme témoin. Nous avons effectué un certain nombre d'observations phénotypiques et avons apprécié la valeur économique de ces lignées.

Nous avons observé en particulier la ségrégation du caractère de maculature du pétale révélateur de la présence du chromosome I de *G. anomalum*. Ce caractère se manifestait chez 7 lignées parmi lesquelles 6 provenaient de plantes-mères à 52 chromosomes. Malgré la diversité des génotypes parentaux, nous avons observé des résultats identiques dans chacune des descendance et, sur un total de 156 plantes, 116 avaient un pétale maculé. Le tableau 22 donne le détail des ségrégations. La fréquence avec laquelle ce caractère est transmis d'une génération à la suivante est surprenante. Nous avons déjà constaté qu'aucun phénomène sélectif particulier ne

semble défavoriser la transmission des gamètes femelles porteurs de fragments de *G. anomalum*. Les observations que nous venons de rapporter montrent qu'il en est de même en ce qui concerne les gamètes mâles. Aucune observation cytologique n'ayant été effectuée dans cette série, nous ignorons cependant si le chromosome I de *G. anomalum* a été transmis dans son intégralité ou s'il s'était déjà recombina à un chromosome de *G. hirsutum*. Une indication partielle pouvait être apportée par le comportement simultané des deux caractères maculature du pétale et pigmentation de la fibre. On pouvait noter, en effet que la descendance de la souche 5-8 était composée de plants à fibres blanches, ce qui suppose que le chromosome I s'était fragmenté ou recombina. En revanche, chez les descendants des autres souches, les deux caractères étaient demeurés associés.

La fertilité de ces diverses descendance était évidemment très inégale. La variabilité à l'intérieur des populations, aussi bien qu'entre populations, était élevée, ainsi que le montre le tableau 23 qui résume

Tableau 23. — *Appariements observés à la suite des croisements de retour successifs du triple hybride herbaceum - anomalum - hirsutum par G. hirsutum*

	Appariements							Nombre de chromosomes	
	I	II	III	IV	V	VI	VII	dans les multivalents	Total
Tétraploïde	18,43	12,00	1,80	0,53	0,20	0,13	0,03	9,6	52,0
1 ^o croisement	10,28	18,06	1,19	0,63	0,06			6,3	52,7
2 ^o croisement	5,13	22,58	0,30	0,37	0,02			2,5	52,8
3 ^o croisement	1,93	24,92	0,02	0,15				0,7	52,4

l'ensemble des données intéressant le sélectionneur recueillies au cours de cette génération. Il est impossible de mettre en évidence une liaison quelconque entre l'expression de caractères quantitatifs et la présence d'un chromosome particulier de *G. anomalum*. Il est également exclus de tenter de faire la part entre l'influence de cette espèce et de *G. herbaceum*. On peut toutefois constater que l'hérabilité des

caractères de longueur, ténacité et allongement pourrait permettre d'envisager une sélection dès ce stade. Par ailleurs, la corrélation négative existant entre la longueur de la fibre et le rendement à l'égrenage est rompue, tandis que la corrélation positive longueur - ténacité et la corrélation négative ténacité allongement demeurent.

4. — CONCLUSIONS

L'objectif des expériences que nous venons de décrire était de déterminer s'il est possible d'obtenir, à partir du tétraploïde synthétique (AD)₁A₁B₁, des in-

dividus fertiles possédant un ou plusieurs chromosomes de *G. anomalum* substitués à un ou plusieurs chromosomes de *G. hirsutum*.

Tableau 24. — Observations recueillies sur les lignées ségrégantes issues de l'autofécondation des produits du premier croisement de retour du tétraploïde herbaceum - anomalum - hirsutum par *G. hirsutum*

Souche	Rendement par pied	Rendement à l'égrenage	Longueur (mm)	Ténacité	Allongt	Finesse micronaire	Apport de B
2- 1 lignée parent	64,2 ± 55,1	38,1 ± 2,5	29,4 ± 2,2 28,3	22,0 ± 2,0 24,5	6,7 ± 1,6 7,5	4,3 ± 0,6	I
2- 2 lignée parent	70,3 ± 44,9	35,7 ± 3,9	30,1 ± 1,8 32,1	21,7 ± 2,0 21,1	8,0 ± 1,0 7,9	3,7 ± 0,5	III
5- 8 lignée parent	65,7 ± 64,6	35,6 ± 4,0	25,7 ± 1,9 26,4	20,6 ± 2,0 22,9	8,2 ± 1,3 9,3	3,9 ± 0,5 4,4	I
8- 3 lignée parent	121,6 ± 50,6	31,5 ± 3,1	27,5 ± 1,7 28,6	21,6 ± 2,0 26,1	7,8 ± 1,8 9,7	4,1 ± 0,6	
8- 8 lignée parent	100,6 ± 80,6	34,6 ± 2,9	28,6 ± 1,6 29,3	19,0 ± 1,6 20,5	7,8 ± 0,8 9,5	4,4 ± 0,2	I
8-15 lignée parent	89,5 ± 73,8	36,9 ± 2,7	25,6 ± 2,4 29,5	20,1 ± 0,8 22,0	8,9 ± 1,0 7,6	4,3 ± 0,7	I
8-14 lignée parent	68,2 ± 40,2	35,7 ± 5,6	28,6 ± 2,3 29,6	21,0 ± 1,5 21,7	7,3 ± 1,0 7,6	3,6 ± 0,7	I + ?
8-16 lignée parent	70,0 ± 38,7	33,8 ± 2,8	28,9 ± 2,7	22,9 ± 2,1	7,2 ± 1,2	4,3 ± 0,6	V
8-17 lignée parent	57,4 ± 47,7	35,6 ± 4,2	28,4 ± 1,5 25,4	21,3 ± 2,7 19,1	8,4 ± 1,3 9,8	4,6 ± 1,3	I
8-18 lignée parent	66,3 ± 56,5	38,2 ± 3,6	29,4 ± 2,3 30,4	18,6 ± 1,3 20,7	8,2 ± 0,9 8,1	4,1 ± 0,6 4,2	I et V
10- 1 lignée parent	44,8 ± 35,7	28,6 ± 4,3	27,4 ± 2,2 29,0	28,6 ± 3,4 31,2	6,7 ± 0,9 5,8	4,2 ± 0,5 4,7	V + ?
13- 3 lignée	45,6 ± 31,0	33,8 ± 4,1	30,4 ± 2,1 31,3	22,4 ± 2,5 25,4	6,5 ± 1,2 6,6	3,5 ± 0,5 4,2	IV-V-VI
14- 1 lignée Allen	53,1 ± 31,0	25,7 ± 3,0 39,3	28,6 ± 1,3 30,9	20,9 ± 1,9 20,2	8,2 ± 1,3 7,4	4,0 ± 0,9 4,4	

La stérilité du tétraploïde étant presque totale, seul le croisement par *G. hirsutum* permettait d'en assurer la descendance. Deux croisements successifs ont rétabli partiellement la fertilité d'une partie de la descendance. Un troisième croisement par *G. hirsutum* l'a rétablie à un niveau acceptable sur une grande partie de la descendance.

L'examen de caractères tels que la maculature du pétale et la pigmentation de la fibre typiques de *G. anomalum* a montré qu'ils sont transmis facilement d'une génération à la suivante. D'après la fréquence de ces caractères dans les descendance, les gamètes qui les transmettent ne paraissent pas faire l'objet d'une sélection particulière.

L'observation des méioses des cellules-mères de grains de pollen conduit à remarquer deux faits importants. Parmi la très grande diversité de gamètes susceptibles de se réaliser à chaque génération, ont été favorisés ceux dont le nombre de chromosomes se rapproche de 26, avec un certain avantage en faveur des gamètes ayant un nombre chromosomique légèrement supérieur. En second lieu, chaque croisement de retour a pour effet de réduire de moitié le nombre d'univalents ainsi que le nombre de chromosomes entrant dans la constitution des multivalents. La régularité avec laquelle se déroule ce phénomène est illustrée par le tableau 23.

Les univalents étant pratiquement tous des chromosomes des génomes B et D, à chaque génération, la ségrégation méiotique a pour effet une répartition en principe aléatoire de ces chromosomes dans les gamètes. Ne sont fonctionnels que des gamètes ayant

un nombre chromosomique proche de 26. Mais les proportions relatives des chromosomes B et D ne paraissent pas entraîner de conséquences sélectives au niveau des gamètes.

La succession de trois croisements par *G. hirsutum* a donc pour effet principal l'élimination, en moyenne, de tous les chromosomes de *G. anomalum* sauf un, et leur remplacement corrélatif par des chromosomes du génome D. A ce stade d'évolution, la fertilité atteint un niveau à peu près normal.

Les irrégularités méiotiques dues à la présence d'univalents peuvent expliquer en partie que la fertilité varie en fonction inverse du nombre de chromosomes de *G. anomalum* présents. Mais il faut noter que lorsque ce nombre est relativement élevé, la variance de la fertilité, mesurée d'après le nombre de graines produites par plant s'accroît également. On est ainsi conduit à penser que la fertilité est également fonction de la nature des chromosomes substitués.

La substitution de chromosomes de *G. anomalum* est le résultat le plus évident de ces expériences. Mais une autre source de variation intervient également, la recombinaison entre chromosomes de génome A de *G. hirsutum* et de *G. herbaceum*. Enfin, il est possible qu'interviennent également des recombinaisons rares entre le génome B et le génome A. Mais il faut noter que l'utilisation des croisements par *G. hirsutum* tend à éliminer ces dernières recombinaisons, ainsi que le montre la diminution progressive du nombre de chromosomes entrant dans la constitution de multivalents.

(A suivre.)